HALIOTIS

VOLUME 16

1987



issn 0397.765 x

SOCIETE FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

fondée en 1969
SIEGE SOCIAL : 55, rue Buffon, 75005 PARIS - Tél. (1) 43.31.38.95

COMPOSITION DU CONSEIL D'ADMINISTRATION POUR L'ANNEE 1986

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 janvier 1969. Elle a pour but d'encourager toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration ; aucune condition particulière n'est exigée pour être membre, personne physique ou personne morale. Le montant annuel de la cotisation est de 80 Frs pour les personnes physiques (non étudiants), 50 Frs pour les étudiants, 120 Frs pour les personnes morales (Laboratoire, Bibliothèque, Librairies, Sociétés...). Les demandes des anciens numéros d'Haliotis sont fixées à 100 Frs.

Chaque membre de la Société reçoit : 1°) la revue "HALIOTIS" (1 volume de 1 ou 2 numéros, séparés ou reliés, par an). 2°) des circulaires d'information. 3°) des circulaires bibliographiques (travaux malacologiques reçus au Siège Social de la SFM).

Toute demande d'adhésion ou de renseignements doit être adressée au Secrétariat de la Société.

Direction de la publication : A. BODOY - Président de la S.F.M.
Gérants du volume : Claude POIZAT et Nardo VICENTE.

Imprimé à Marseille
Faculté des Sciences et Techniques
St Jérôme - 13013 Marseille

Dépôt légal : 4ème Trimestre 1987

Maquette : Bruno YVRANDE
Ecole Régionale des Beaux Arts de Rennes
Section Environnement.

Société Française de Malacologie

SYMPOSIUM DE ROCHEFORT



Société Française de Malacologie

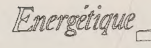
SYMPOSIUM DE ROCHEFORT

9 - 13 SEPTEMBRE 1986




Ecologie

Ecophysiologie


Energétique

Des Mollusques Marins et Continentaux



COMITE DE PATRONAGE
du Symposium de Rochefort

Ministère de l'Agriculture
Ministère de l'Education Nationale
Ministère des Affaires Etrangères
Conseil Régional Poitou-Charentes
Conseil Général de Charente-Maritime
Ville de Rochefort
IFREMER
Chambre de Commerce et d'Industrie de Rochefort
Crédit Maritime
Section Régionale Marennes-Oléron
du Comité Interprofessionnelde la Conchyliculture

COMITE D'ORGANISATION

Organisation générale
Alain BODOY

Secrétariat du Symposium
Sylvie TAILLADE

Hébergements et Manifestations Culturelles
Jean PROU

Résumés
Philippe GOULLETQUER

Le comité remercie l'ensemble des personnels des laboratoires RA IFREMER de la Tremblade, Mus de Loup, pour leur active participation.

Editeur du volume : Alain BODOY

Volume imprimé sur les presses de l'Université d'Aix-Marseille,
Marseille 1987.

S O M M A I R E

COMMUNICATIONS PRESENTEES AU SYMPOSIUM

THEME I : MALACOLOGIE CONTINENTALE

Président de Séance : Professeur M. LAMOTTE

THEME II : MALACOLOGIE CONTINENTALE

Président de séance : Professeur J. DAGUZAN

THEME III : RELATIONS TROPHIQUES ET ENERGETIQUES

Président de séance : Maurice HERAL

THEME IV : NUTRITION

Président de séance : Professeur A. LUCAS

THEME V : REPRODUCTION

Président de séance : Professeur P. LUBET

THEME VI : CROISSANCE

Président de séance : A. BODOY

THEME VII : PHYSIOLOGIE ET ETUDES DE STOCKS

Président de séance : H. MASSE

RESUMES DE POSTERS

AVANT-PROPOS

La Société Française de Malacologie a organisé du 9 au 13 septembre 1987, à Rochefort, sa 24ème manifestation scientifique depuis sa création.

Ce symposium avait pour titre l'Ecologie, l'Ecophysiologie et l'Energétique fondamentales et appliquées chez les Mollusques Marins et Continentaux. Ces thèmes concernent plus précisément les différents éléments des bilans énergétiques des individus ou des populations d'une part, et les flux énergétiques observés à travers les populations de mollusques d'autre part. Cette problèmatique est particulièrement d'actualité pour les mollusques car elle conditionne en effet, l'usage que peut faire l'homme des espèces cultivées, cet usage se traduisant notamment en règles de gestion de la ressource. Mais l'approche énergétique ne se révèle pas seulement intéressante pour les espèces exploitées et les milieux productifs qu'elles occupent. Elle est également importante dans nombre de cas ou se posent des question plus précises sur la croissance ou la reproduction. Par exemple, l'impact énergétique de cette reproduction ou les stratégies mises en oeuvre dans des conditions particulières (sources hydrothermales) ont fait l'objet de communications portant à la fois sur des espèces exploitées et non exploitées.

L'intérêt porté par notre société à l'aquaculture des mollusques n'est pas nouveau, mais il faut signaler la part prise dans ce symposium par l'organisme de recherche finalisée qu'est l'IFREMER. Elle doit d'ailleurs être mise en relation avec le poids grandissant de cette recherche finalisée parmi les activités des membres de la Société Française de Malacologie. Cette évolution n'est pas propre à notre science, et il n'y a pas lieu, pour ce qui nous concerne, de s'inquiéter de ce rééquilibrage entre activités de recherche fondamentale et activités de recherche finalisée, dans la mesure où cette dernière ne se préoccupe plus seulement des aspects techniques ou zootechniques, mais cherche à comprendre les phénomènes régissant le mécanisme de production biologique. La distinction entre le caractère fondamental ou appliqué des différents organismes de recherche tend à s'estomper. Ceci est clair à travers la nature et l'importance des communications présentées, puisque CNRS et Universités ont montré leur intérêt non seulement pour des études fondamentales sur la croissance, la nutrition et la reproduction des bivalves, mais aussi pour le développement des techniques de production en mytiliculture et surtout en héliciculture. Pour sa part, l'IFREMER s'intéresse aux bilans énergétiques des espèces cultivées, et de manière plus large, au fonctionnement des écosystèmes conchylicoles et à leur modélisation.

L'ensemble de ces thèmes, et à travers eux les communications présentées semblent avoir eu un impact non seulement national, mais même international, puisque 17 scientifiques étrangers se sont déplacés. Si le contingent espagnol était le plus important, plusieurs personnes sont venues de l'autre côté de l'Atlantique ou du rideau de fer. Cette

internationalisation de nos réunions me semble être particulièrement souhaitable et riche d'enseignement, puisqu'elle permet de confronter des situations, et donc des expériences scientifiques différentes. L'introduction d'articles en anglais ou en espagnol dans ces actes de symposium est en elle-même, source de débats au sein de notre société.

Il me reste à remercier très chaleureusement tous les organismes qui ont accepté de faire partie du comité de patronage, et ont assuré le succès de cette manifestation par leur soutien financier, qu'ils sachent combien leur effort a été apprécié en ces temps difficiles. Enfin, l'organisation d'une manifestation ne peut être une oeuvre solitaire, mais résulte du travail d'une équipe. Aussi m'est-il particulièrement agréable de remercier ici toux ceux qui ont contribué à cette tâche. Sylvie Taillade a assuré la lourde tâche du secrétariat du Symposium, avant, pendant et après celui-ci, ainsi que la mise en forme du présent volume. Jean Prou a pris en charge les réservations hôtelières et les manifestations culturelles, pendant que Philippe Goulletquer préparait le volume de résumés. Enfin l'ensemble du personnel des laboratoires RA de La Tremblade, a contribué, de près ou de loin au succès de ce symposium.

A. BODOY
Président de la Société Française
de Malacologie

LISTE DES PARTICIPANTS

AU SYMPOSIUM DE ROCHEFORT

9 - 13 septembre 1986

ANADON R.	Universidad Oviedo, Espagne
ARANDA A.	Ecole polytechnique, Mexique
ASSERAY J.	Conseiller Régional Poitou-Charentes
AUPINEL P.	Université de Rennes
BAUD J.P.	IFREMER Bouin
BENEX J.	Institut Pasteur, Paris
BLANCHARD M.	IFREMER Brest
BONNEFOY CLAUDET R.	Centre Universitaire d'Héliciculture, Besançon
BODE A.	Oviedo, Espagne
BODOY A.	IFREMER La Tremblade
BONGRAIN M.	Ris-Orangis
BORDES M.	IUT La Rochelle
BOUCAUD-CAMOU E.	Université de Caen
BUESTEL D.	IFREMER Sète
CHESNE J.M.	Centre International de la Mer, Rochefort
COCHARD A.	IFREMER Brest
CROCHARD C.	UER des Sciences, Metz
CHAISEMARTIN C.	Université de Limoges
DAGUZAN J.	Université de Rennes
DARDIGNAC J.M.	IFREMER La Rochelle
DARZAC	Conseiller Général Charente-Maritime
DE LAMARRE J.M.	IFREMER Nantes
DENOYELLE J.L.	Délégué Régional à l'Aquaculture Poitou-Charentes
DERAY A.	Université de Besançon
DESLOUS-PAOLI J.M.	IFREMER La Tremblade
DE SMET W.H.O.	Centre universitaire d'Antwerpen, Belgique
DESPREZ M.	Antenne IFREMER St Valéry sur Somme
DE VALENCE P.	Conseil Général Charente-Maritime
DEVAUCHELLE N.	IFREMER Brest
DO CIEU VIEGAS M.	Universidade dos Açores, Portugal
DRINKWAARD A.C.	Netherlands Institute for Fishery Investigation, Hollande
DRINKWAARD-NIEUWENHUIJZEN E.	Texel, Hollande
DUCROTOY J.P.	Antenne IFREMER St Valéry sur Somme
FAVERIS R.	Université de Caen
FERNANDEZ-CASTRO N.	Université de Bretagne Occidentale, Brest
FERNANDEZ C.	Universidad de Oviedo, Espagne
FERNANDEZ E.	Universidad de Oviedo, Espagne
FERNANDEZ F.	Universidad de Barcelona, Espagne

FLASSCH J.P.	IFREMER Brest
GERARD A.	Comité local des pêches, Brest
GIMAZANE J.P.	Université de Caen
GODIN P.	Cannes
GOMOT A.	Université de Besançon
GOMOT P.	Université de Besançon
GOULLETQUER P.	IFREMER La Tremblade
GUERRUCCI M.A.	Ecole normale supérieure, Paris
HERAL M.	IFREMER La Tremblade
HERRY A.	Université de Bretagne Occidentale, Brest
HILY C.	Université de Bretagne Occidentale, Brest
HIS E.	IFREMER Arcachon
JACOBELLI G.	Institut Pasteur, Paris
LAFITE R.	Mont Saint Aignan
LAMBERT M.C.	Université de Rennes
LAMOTTE M.	Ecole normale supérieure, Paris
LAZARO G.	Universidad de Barcelona, Espagne
LE CALVE D.	Université de Rennes
LEGLIZE L.	UER des Sciences, Metz
LE GUEN C.	Université de Rennes
LE PENNEC M.	Université de Bretagne Occidentale, Brest
LE ROUX S.	Université de Bretagne Occidentale, Brest
LOMBAS-FERNANDEZ I.	Gijon, Espagne
LUBET P.	Université de Caen
LUCAS A.	Université de Bretagne Occidentale, Brest
MAAROUF A.	UER des Sciences, Metz
MADEC L.	Université de Rennes
MARTIN-BARRE A.G.	IFREMER La Trinité
MARIOJOULS C.	CEREOPA-INAPG, Paris
MARTINEZ J.C.	Université de Bretagne Occidantale, Brest
MASSE H.	Station Marine d'Endoume, Marseille
MAURER D.	IFREMER Arcachon
MOAL J.	IFREMER Brest
MORCHID A.K.	Station Marine d'Endoume, Marseille
MORETEAU J.C.	Université Paris-Sud, Orsay
MORVAN C.	Université de Bretagne Occidentale, Brest
OUTIN V.	Laboratoire Arago, Banyuls sur Mer
PACQUOTTE P.	IFREMER Sète
PARACHE A.	Station Marine d'Endoume, Marseille
PENA J.	Instituto de Acuicultura, Castellon, Espagne
PEYRE R.	Chambre de Commerce et d'Industrie, Rochefort
PIHAN J.C.	UER des Sciences, Metz
PORTERES G.A.	IUT La Rochelle
PROU J.	IFREMER La Tremblade

QUINIOU R.	IFREMER Brest
RAIMBAULT R.	IFREMER Sète
RAZET D.	IFREMER La Tremblade
REAL-TESTUD A.M.	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
REAL G.	Institut de Biologie Marine, Arcachon
RIVA A.	Fondation Océanographie Ricard, Ile des Embiez
ROBERT J.M.	Université de Nantes
ROBERT R.	IFREMER Arcachon
SALAUN M.	Université de Bretagne Occidentale, Brest
SAMAIN J.F.	IFREMER Brest
SARKIS S.	Bermuda Biological Station, Bermudes
SAURIAU P.G.	Université de Nantes
SORNIN J.M.	CREMA L'Houmeau
STANCZYKOWSKA A.	Université de Varsovie, Pologne
STERN G.	Ecole Normale Supérieure, Paris
SYLVESTRE C.	Collège de France, Concarneau
TAILLADE S.	IFREMER La Tremblade
TARDY J.	IUT La Rochelle
TOURARI A.	UER des Sciences, Metz
VAN ROMPU E.A.M.	Centre Universitaire d'Antwerpen, Belgique
VICENTE N	Université d'Aix-Marseille III
WOLOWICZ M.	IFREMER La Tremblade
WORMS J.	Université de Moncton, Canada



HALIOTIS, 16 (1987) : 1 - 11

ECOPHYSIOLOGIE DE LA CROISSANCE DE L'ESCARGOT PETIT-GRIS (*HELIX ASPERSA* Müller), APRES UNE HIBERNATION ARTIFICIELLE ET EN CONDITIONS CONTROLEES.

par

Jacques DAGUZAN et Catherine LE GUEN
Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA)
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu.
Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT : ECOPHYSIOLOGY OF GROWTH OF THE BROWN GARDEN SNAIL (*HELIX ASPERSA* Müller) AFTER ARTIFICIAL HIBERNATION AND IN CONTROLED CONDITIONS.

Hibernation of young brown garden snails (*Helix aspersa* Müller) can be induced artificially and seems to be favourable for their growth provided that it is preceded by a nursery phase with short photophase (8h) and a fattening up stage with long photophase (18h). Moreover, the youngest snails put into artificial hibernation have the fastest growth recovery provided that their density in the hibernation container is relatively low (725 individuals / m^2).

Key words : Growth. Artificial hibernation. Helix aspersa Müller.

RESUME :

L'hibernation artificielle des jeunes escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller) est réalisable et semble être favorable à leur croissance, à condition qu'elle soit précédée d'une phase de "nursery" sous courte photophase (8h) et qu'elle soit suivie d'un séjour en engraissement sous une longue photophase (18h).

En outre, plus les escargots mis en hibernation artificielle sont jeunes (14 à 30 jours et plus leur reprise de croissance est rapide, à condition que durant l'hibernation leur densité par enceinte de stockage soit relativement faible (725 individus / m^2).

mots clés : Croissance. Hibernation artificielle. Helix aspersa Müller.

INTRODUCTION.

Dans la nature, en Bretagne, à partir du mois d'octobre, l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller) entre dans une phase de vie ralentie ou hibernation. Bien qu'il existe de nombreux travaux concernant cette période d'inactivité hivernale, nous n'avons pas encore rassemblé toutes les données nécessaires à l'explication de ce phénomène.

Actuellement, la plupart des chercheurs sont d'accord pour dire que l'hibernation est le résultat de divers processus physiologiques dépendant d'un rythme interne en relation avec le cycle saisonnier (JEPPESEN et NYGARD, 1976 ; BAILEY, 1981). Une étude récente menée par AUPINEL (1984) sur l'influence de l'hibernation des escargots Petits-gris sur leur reproduction, confirme cette notion d'hibernation obligatoire. De plus, il est possible actuellement de faire hiberner l'escargot de façon artificielle en chambre froide (DAGUZAN, 1985a).

Par contre, il existe très peu de travaux relatifs à l'hibernation des jeunes escargots. Seuls CHARRIER (1980) et DAGUZAN (1985) ont fait une tentative dans cette voie ; le premier auteur en milieu naturel, et, le second en conditions expérimentales contrôlées. Il nous a donc paru intéressant de faire une étude de la croissance d'*Helix aspersa* Müller après une hibernation artificielle en conditions contrôlées et de préciser l'influence des principaux facteurs abiotiques (durée d'hibernation, photopériode, température) et biotiques

(densité, âge des individus) sur cette fonction physiologique.

MATERIEL ET TECHNIQUES.

1. Caractéristiques des cellules et des enceintes "Nursery".

Il s'agit de salles d'élevage entièrement closes, d'une surface de 20 m^2 environ, dans lesquelles des portiques métalliques portent des étagères sur lesquelles sont disposées les enceintes. La température y est de 20° ± 2° C et l'humidité relative de 85 ± 5 % Hr. En ce qui concerne la lumière, sa photopériode peut varier : P=6h / S=18h ; P=12h / S=12h ; P=18h / S=6h (1). Chaque enceinte d'élevage est constituée d'une boite en bois contreplaqué (0,395 x 0,240 x 0,125m) représentant une surface au sol de 0,081 m^2 et un volume disponible de 0,010 m^3 (DAGUZAN, 1982). Le couvercle de la boîte est constitué par un cadre de bois grillagé. Enfin, le plancher de l'enceinte est garni de mousse synthétique imbibée d'eau.

2. Caractéristiques des cellules et des enceintes d'hibernation.

On dispose de deux cellules d'hibernation artificielle de 10 m^2. Il s'agit de chambres froides modifiées dans lesquelles l'humidité relative est de 90 ± 5 % Hr, la photopériode de : P = 6h / S = 18h et la température de 5°C et 10°C.

Les enceintes d'hibernation sont des boites en polystyrène : (0,505 x 0,355 x 0,175 m) ayant une surface au sol de 0,138 m^2 et un volume disponible de 0,019 m^3. Le couvercle de l'enceinte et deux des côtés présentent une ouverture garnie d'un grillage à maille carrée afin que l'intérieur soit bien aéré et éclairé. Enfin, le plancher est recouvert d'une toile plastique.

3. Caractéristiques des cellules et des enceintes d'engraissement.

Il s'agit du même type de cellules d'élevage que pour la phase "Nursery". Les enceintes d'engraissement sont celles utilisées pour l'hibernation, mais le plancher est garni de mousse synthétique imbibée d'eau.

4. Alimentation.

La nourriture fournie aux jeunes escargots, durant les phases "Nursery" et "engraissement" est l'aliment composé "Sanders" en poudre, placé dans des mangeoires et renfermant 11,8 % de matière azotée totale, 2,5 % de cellulose et 36,6 % de matières minérales (DAGUZAN, 1985a et b). Des abreuvoirs permettent aux animaux des prises d'eau fréquentes. Enfin, durant leur hibernation, les escargots n'ont ni aliment, ni eau, à leur disposition.

5. Protocole expérimental et mesures effectuées.

Divers lots d'individus nés le même jour en bâtiment et en conditions d'élevage contrôlées, sont pesés individuellement à l'aide d'une balance "Mettler" au 1/10è de mg, puis placés dans le local "Nursery" pendant une durée variant de 14 jours à 2 mois (2) selon les expériences. Puis, ils sont mis directement dans le local "hibernation", sans subir les variations simultanées de température et de photophase favorisant l'entrée en hibernation et préconisées par DAGUZAN (1985).

---

(1) P : Photophase ; S : Scotophase. (2) Nous considérons que 1 mois = 28 jours.

Après un temps plus ou moins long d'hibernation, selon les recherches envisagées, les divers lots d'escargots sont placés dans le local "engraissement" et ceci directement sans procéder au réveil progressif des individus par augmentation graduelle de la température et de la photophase (DAGUZAN, 1985). On mesure alors la mortalité, la biomasse et la croissance des escargots des divers lots étudiés, ainsi que l'homogénéité plus ou moins grande des populations.

RESULTATS ET DISCUSSION.

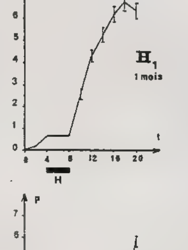
A - Influence des facteurs abiotiques sur la croissance.

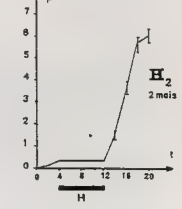
1) Durée d'hibernation.

Trois lots de 100 escargots (H_1, H_2, H_3), nés le même jour, sont placés dans le bâtiment "Nursery" pendant 28 jours. Ils subissent ensuite respectivement 1, 2 et 3 mois d'hibernation artificielle. Enfin, les individus sont réveillés et l'évolution de leur croissance est suivie durant 12 semaines pour le premier lot, 8 semaines pour le second et seulement 4 pour le troisième.

Tout d'abord, on note que quel que soit le lot considéré, les poids moyens obtenus en fin d'expérience sont semblables (H_1= 5,87g ; H_2= 5,63g; H_3=5,34g). Ainsi, quatre semaines après leur sortie d'hibernation, les escargots du lot H_3 atteignent un poids pratiquement égal à celui du lot H_1 réveillé 12 semaines plus tôt (Fig.1).

De plus, les escargots des lots H_1 et H_3 ont des taux de croissance (1) semblables avant l'hibernation, mais très différents significativement après (test t de Student : $P < 0,05$). (Tabl.1) Le lot H_2 présente des taux de croissance intermédiaires. La vitesse de croissance des escargots ayant hiberné 3 mois (lot H_3 est la plus élevée.





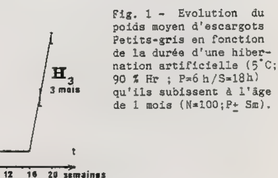


Fig. 1 - Evolution du poids moyen d'escargots Petits-gris en fonction de la durée d'une hibernation artificielle (5°C; 90 % Hr ; P=6 h/S=18h) qu'ils subissent à l'âge de 1 mois (N=100;P± Sm).

En ce qui concerne la structure des diverses populations, on note qu'avant h'hibernation les coefficients de variation (2) sont faibles (13 à 21 %) ce qui traduit une bonne homogénéité des lots au départ. Par contre, après l'hibernation, les chiffres sont plus élevés,

(1) Selon CREESE et UNDERWOOD (1976), $r = \log\left(\frac{P_2}{P_1}\right) / t$ où P_1 est le poids au temps t_1 ; P_2 le poids au temps t_2 et t le nombre de jours s'écoulant entre t_2 et t_1 .

(2) Coefficient de variation : C.V. (%) = $\frac{\sigma}{P}$ x 100.

puis diminuent légèrement jusqu'à la fin de l'expérience, la plus grande homogénéité étant enregistrée au niveau du lot H_3. Si l'on considère la mortalité, on constate que durant l'hibernation elle est d'autant plus importante que la durée d'hibernation est longue. Par contre, en ce qui concerne la mortalité au bout de 20 semaines d'expériences, la valeur la plus élevée est enregistrée au niveau du lot H_1 (49 %), mais ce phénomène s'accentue surtout à partir de la sixième semaine de croissance, au moment où les escargots commencent à se border. Par ailleurs, pour le lot H_3, dès la seconde semaine consécutive à la sortie d'hibernation, on enregistre une mortalité de 10,5 % .

Etant donné que plus la période de croissance après l'hibernation est longue, et plus les escargots ont le temps de devenir adultes, il n'est pas possible de faire une relation entre la durée d'hibernation et le pourcentage d'escargots bordés obtenus en fin d'expérience.

Tableau I - Influence de la durée d'une hibernation artificielle (5°C ; 90 % Hr; P = 6h / S = 18h) sur la croissance de jeunes escargots Petits-gris, âgés de 1 mois (N = 100).

Paramètres \ Lots	H_1	H_2	H_3
Durée de l'hibernation	1 mois	2 mois	3 mois
Taux de croissance (r)			
- avant l'hibernation.....	0,114	0,093	0,113
- après l'hibernation.....	0,026	0,050	0,084
Coefficient de variation (%) :			
- avant l'hibernation.....	17,4	21,4	13,3
- après l'hibernation.....	57,4	57,6	46,7
- à t = 20 semaines.......	46,8	47,6	38,5
Mortalité (%)			
- pendant l'hibernation..	3,3	4,2	11,7
- à t = 20 semaines......	49,0	20,0	36,0
Escargots "bordés" obtenus			
- à t = 20 semaines (%)	35,3	22,5	6,7

La durée d'hibernation ne semble pas influencer la croissance des jeunes escargots au niveau de leur poids moyen final, mais une hibernation de 3 mois favorise, par la suite, la meilleure croissance. Quelle que soit la durée d'hibernation, la reprise de croissance est très forte, et, il semble que le fait de faire hiberner des jeunes escargots ait, sur eux, une action favorable et leur permette de devenir adultes relativement rapidement.

2) Température durant l'hibernation artificielle.

Quatre lots de 100 escargots (T_1, T_2, T_3, T_4) nés le même jour, sont placés dans le bâtiment "Nursery" (20°C ; 85 % Hr) pendant 28 jours, sous une photopériode de P= 6h /S = 18h pour T_1 et T_2 et de P=18h/S=6h pour T_3 et T_4. Puis les individus subissent une hibernation artificielle de 4 semaines, (90% Hr ; P=6h/S=18h), soit à la température de 5°C (T_1;T_3) ou à celle de 10° (T_2,T_4). A la sortie de la chambre froide, les escargots sont placés directement dans une cellule d'engraissement (20°C ; 85 % Hr ; P=18h / S=6h) où leur croissance est suivie pendant 1 mois (Tabl. II).

Tableau II - Influence de la température au cours d'une hibernation artificielle de 4 semaines sur la croissance de l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller) en fonction de la photopériode à laquelle les jeunes individus sont soumis lors de la phase "Nursery" précédente.

(N = 100)

Paramètres \ Lots	T_1	T_2	T_3	T_4
Conditions climatiques durant la phase "Nursery" (2 mois)	20°C - 85 % Hr. P=6h / S=18h		20°C - 85 % Hr. P=18h / S=6h	
Température durant l'hibernation artificielle (90 % Hr.;6h /18h)	5°C	10°C	5°C	10°C
Conditions climatiques durant la phase "engraissement" (4 semaines)	20°C -85 % Hr. - P=18h / S=6h			
Taux de croissance (r) :				
- avant l'hibernation....	0.076	0.079	0.082	0.089
- après l'hibernation ...	0.037	0.025	0.046	0.029
Gain de biomasse en 18 semaines (g)	295.0	363.6	627.0	607.2
Mortalité (%) :				
- durant l'hibernation...	0.	0.	1.0	20.0
- à t = 18 semaines...	47.0	22.1	19.1	20.0
Escargots épiphragmés au cours de la semaine de mise en hibernation artificielle :				
1er jour.....	81.9	0	0	0
2ème jour....	97.2	3.6	0	0
3ème jour....	100.0	12.0	0	0
4ème jour....		22.0	16.7	0
5ème jour....		28.9	27.4	0
6ème jour....		100.0	71.4	38.0
7ème jour....			100.0	95.2

Cette expérience a un double but : savoir quelle température est la plus favorable pour l'hibernation des jeunes (5°C ou 10°C) et quelle est l'action de la photopériode avant l'hibernation, sur la croissance des escargots et leur aptitude à hiberner. Tout d'abord, il semble

que le fait de passer les 56 premiers jours de sa vie, dans le bâtiment "Nursery", sous une photopériode de P = 6h / S = 18h), prépare l'escargot à se coller ou former un épiphragme facilement et à entrer en hibernation d'autant plus vite que la température est basse. A la sortie de la chambre froide, si les escargots sont placés dans une cellule (20°C ; P = 18h / S = 6h), mais sans aliment, ils restent "collés" même au bout de 7 jours. Par contre, si on place une mousse synthétique très humide sur le fond de l'enceinte et une mangeoire remplie d'aliment, dès le 2ème jour, ils sont tous actifs.

Durant la première période de croissance en "Nursery", avant l'hibernation, on remarque qu'elle est plus rapide pour les deux lots (T_3 et T_4) soumis à une longue photophase (18h). Par contre, pour la seconde période de croissance, après l'hibernation, les meilleurs taux de croissance sont enregistrés pour les deux lots (T_1 et T_3) qui était à 5°C en chambre froide (Fig. 2). Néanmoins, les lots présentants les moyennes pondérales et les gains de biomasse les plus élevés en fin d'expérience (t = 18 semaines) sont ceux placés sous une photopériode de P = 18h / S = 6h avant l'hibernation (différence non significative entre T_3 et T_4 ; différence très significative ($P < 0{,}05$) entre T_1 et T_2 ; différence hautement significative ($P < 0{,}001$) entre T_1, T_2 et T_3, T_4).

3) Photopériode.

Divers lots d'escargots appartenant à la même cohorte et élevés dans le bâtiment "Nursery", sous diverses conditions climatiques, pendant 4 semaines, subissent tous la même hibernation artificielle en chambre froide durant 1 mois. Puis, leur croissance est suivie pendant 10 semaines en fonction de la nature de la photopériode (Fig.3). Si l'on compare statistiquement les poids moyens obtenus en fin d'expérience dans les différents lots, on enregistre une différence hautement significative (Test t de Student : $P < 0{,}001$) pour les lots C_3, M_3 et L_3, vis à vis des autres lots.

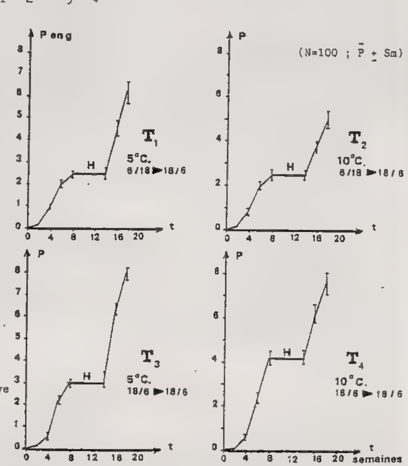
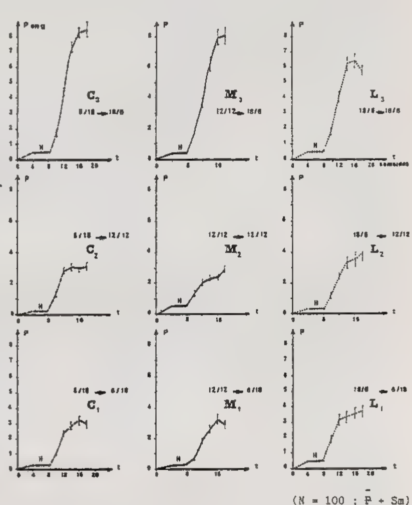


Fig. 2 - Courbes de croissance obtenues chez l'escargot Petit-gris, soumis à différents types de photopériodes durant la phase "Nursery" et ayant subi une hibernation artificielle de 4 semaines (90 % Hr ; P= 6h / S= 18h), soit à 5°C, soit à 10°C.

Tout d'abord, on note que la vitesse de croissance de l'escargot Petit-gris est accélérée sous de longues photophases (12h ou 18h) (Tabl. III).

Le passage d'une photopériode courte en "Nursery" à une photopériode longue durant la phase "engraissement" provoque la reprise de croissance des animaux (cas du lot C_3). Ces résultats confirment ceux obtenus par DAGUZAN (1982) qui conclut qu'il est nécessaire d'augmenter régulièrement la durée de la photophase pour que la croissance soit régulière, ou ceux de COMOT et ENEE (1982) qui considèrent qu'une courte photophase constante inférieure ou égale à 12h, apparaît comme un paramètre d'environnement défavorable à la croissance de cet escargot.

De plus, quel que soit le lot considéré, la mortalité est pratiquement nulle (0 à 2 %) durant l'hibernation artificielle réalisée en chambre froide. L'effet bénéfique de cette hibernation se fait surtout sentir pour les lots C_1,C_2,C_3, au niveau de la mortalité pendant la reprise de croissance étant donné qu'elle maintient les conditions photopériodiques que les escargots ont connues dès leur naissance (P=6h / S=18h)



(N = 100 ; $\bar{P} \pm$ Sm)

Fig. 3 - Courbes de croissance obtenues pour des escargots Petits-gris, soumis à divers types de photophériodes avant et après une hibernation artificielle de 4 semaines (5°C ; 90 % Hr; P=6h / S=18h).

L'hibernation des jeunes escargots Petits-gris est favorable à leur croissance, à condition qu'elle soit précédée d'une phase "Nursery" sous une courte photophase (afin de préparer les individus aux conditions régnant en chambre froide), puis suivie d'un séjour en engraissement sous une longue photophase.

B - Influence des facteurs biotiques sur la croissance.

1) Densité.

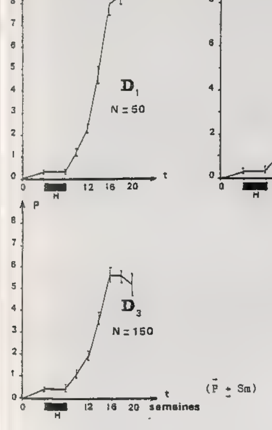
Trois lots d'escargots nés le même jour (D_1,D_2,D_3) sont placés pendant 28 jours en "Nursery" (20°C ; 85 % Hr ; P=6h / S=18h), à raison de 50, 100 et 150 individus par enceinte d'élevage (soit des densités de 362, 724 et 1 086 escargots/m^2 de sol). Puis ils subissent une hibernation artificielle de 4 semaines (5°C ; 90 % Hr ; P=6h / S=18h) et leur croissance est suivie durant les 12 semaines qui s'écoulent après leur sortie de la chambre froide, dans des conditions optimales (20°C ; 85 % Hr ; P=18h / S=6h) (Fig. 4).

Tableau III - Influence de la photopériode avant et après une hibernation artificielle de 4 semaines (5°C ; 90 % Hr ; P=6h / S=18h) sur la croissance de l'escargot Petit-gris, depuis sa naissance jusqu'à l'âge de 18 semaines .

Lots / Paramètres	C_1	C_2	C_3	M_1	M2	M_3	L_1	L_2	L_3
Photopériode durant la phase "Nursery" (1 mois) (90°C;85 % Hr.)	P 6h / S 18h			P 12h / S 18h			P 18h / S 6h		
Photopériode durant l'hibernation artificielle (1 mois)(.5°C;90 % Hr)	P 6h / S 18h			P 6h / S 18h			P 6h / S 18h		
Photopériode durant la phase "engraissement" (10 semaines) (20°C ; 85 % Hr.)	6/18	12/12	18/6	6/18	12/12	18/6	6/18	12/12	18/6
Taux de croissance (r) :									
- avant l'hibernation....	0.080	0.100	0.100	0.080	0,099	0.092	0.100	0.089	0.106
- après l'hibernation....	0.041	0.034	0.048	0.043	0,029	0.046	0.035	0.045	0.040
Gain de Biomasse en 18 semaines (g)	174,9	189,0	524,1	159,8	188,0	251,4	127,7	114,0	203,9
Coefficient de variation (%) :									
- avant l'hibernation....	20,8	24,2	24,2	19,9	24,9	23,3	27,8	26,5	21,6
- après hibernation	77,5	75,1	58,1	66,2	73,0	69,7	81,8	98,3	55,0
- à t = 18 semaines	60,2	60,1	32,6	64,4	45,3	34,6	52,4	64,7	41,5
Mortalité (%) :									
- pendant l'hibernation...	0	1,0	0	2,0	1,0	2,0	1,0	0	1,0
- à t = 18 semaines	39,0	38,0	25,0	46,9	37,2	68,0	63,9	70,1	63,0
Escargots "bordés" obtenus à t = 18 semaines (%)	0	4,8	66,7	5,6	0	46,8	0	6,7	54,0

(P : photophase ; S : scotophase)

Plus la densité en escargots est importante, plus la mortalité est élevée (D_1 = 10% D_2 = 66%, D_3 = 69%), le taux de croissance diminue (D_1 : r = 0,043 ; D_2 : r = 0,043 ; D_3 = r = 0,037), plus le coefficient de variation s'accroît (D_1 : 32,1% ; D_2 : 39,5% ; D_3 = 48,9%) et plus le nombre d'escargots "bordés" obtenus en fin d'expérience est faible (D_1 : 71,1% ; D_2 : 45,2% ; D_3 : 36,0%). Ces résultats confirment ceux de DAGUZAN (1985a et b), enregistrés pour la technique mixte de l'héliciculture.



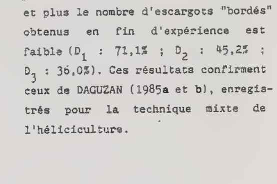


Fig. 4 - Influence de la densité sur la croissance de jeunes escargots Petits-gris, depuis leur naissance jusqu'à l'âge de 20 semaines.

2) Age des escargots.

Cinq lots d'escargots Petits-gris, nés le même jour, sont tout d'abord élevés dans le bâtiment "Nursery" (20°C ; 85% Hr ; P = 6h / S = 18h) puis placés en hibernation artificielle (5°C ; 90 % Hr ; P = 6h / S =18h) à des âges variables (14 à 70 jours).

A la sortie de la chambre froide, on suit alors l'évolution de leur croissance dans le bâtiment "engraissement" (20°C ; 85 % Hr ; P = 18h / S = 6h). (Fig. 5).

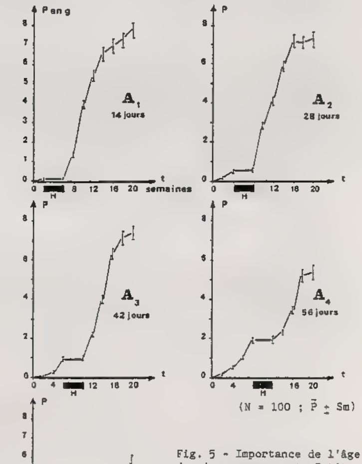


Fig. 5 - Importance de l'âge des jeunes escargots Petits-gris, au moment de leur hibernation artificielle. (5°C ; 90 % Hr ; P=6h / S=18h) sur leur croissance.

On note que les courbes de croissance des lots A_1, A_2 et A_3 montrent une reprise très rapide et les escargots ont au bout de 20 semaines d'expérience, un poids moyen compris entre 7 et 8 grammes. Les deux autres lots (A_4 et A_5) n'atteignent pas un poids de 6 grammes.

A l'issue de cette expérience, il est possible d'affirmer que les jeunes escargots ,même seulement âgés de 14 jours, sont tout à fait aptes physiologiquement à hiberner en conditions contrôlées. De plus, il semble que plus on les met jeunes en chambre froide, plus la reprise de croissance est rapide (taux de croissance r : A_1 = 0,051 ; A_2 = 0,041 A_3 = 0,035 ; A_4 = 0,020 ; A_5 = 0,014). Cependant, les escargots placés en hibernation, à l'âge de 42 jours (A_3) présentent une mortalité moins élevée en fin d'expérience (A_1 : 33% A_2 : 48% ; A_3 : 11% ; A_4 : 39% ; A_5 : 21%) deviennent adultes et "bordés" plus vite (A_1 : 50,7% ; A_2 : 48,1% ; A_3 : 55,1% ; A_4 : 21,3% ; A_5 : 10,1%) et possèdent un poids moyen final plus élevé (Fig. 5). Cet âge précis (environ 1 mois) correspond, sans doute, à un état physiologique de l'escargot présentant les conditions idéales pour entrer en hibernation. L'animal compense ensuite cette période d'inactivité en utilisant toute son énergie pour sa croissance.

CONCLUSION.

Les jeunes escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller) supportent très bien une hibernation artificielle, et ceci dès l'âge de 14 jours. De manière générale, on peut affirmer après avoir réuni un ensemble de résultats expérimentaux, que l'hibernation agit de manière favorable sur la croissance de l'escargot Petit-gris. Les individus paraissent même compenser, à la sortie de l'hibernation, les pertes subies pendant cette période d'inactivité, et faire en sorte que la reprise de croissance soit aussi ou plus forte qu'avant l'hibernation. Ainsi, des escargots ayant hiberné pendant 3 mois atteignent, en 4 semaines, le même poids que des escargots ayant hibernés seulement 1 mois, et étant par la suite en engraissement depuis 6 semaines.

En étudiant un à un, chacun des facteurs abiotiques et biotiques, on constate que les résultats relatifs à la croissance varient en fonction des conditions expérimentales, mais il n'est pas possible d'affirmer que tel ou tel paramètre est responsable des variations de croissance. Bien que l'interprétation du phénomène, comme celui de la croissance, repose sur des facteurs interdépendants, il est possible de définir les conditions idéales pour obtenir une meilleure croissance des jeunes escargots Petits-gris, après une hibernation artificielle :

* une faible densité des individus dans les enceintes "Nursery" (50 à 100 escargots soit 362 à 724 individus / m^2 sol) associée à une thermohygrométrie optimale (20°C ; 85% Hr);

* une courte photophase (P = 6h / S= 18h) avant l'hibernation, afin de préparer les escargots aux conditions régnant en chambre d'hibernation ;

* une hibernation artificielle des jeunes individus âgés de 14 à 32 jours, à une température de 5°C ;

* une longue photophase (P = 18h / S = 6h) après l'hibernation favorisant ainsi une excellente reprise de croissance.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

AUPINEL, P., 1984.- Etude de l'importance de l'hibernation pour la reproduction de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). D.E.A. d'Ecologie, Université de RENNES I, 40 p.

BAILEY, S.E.R., 1981.- Circannual and circadian rythms in the snail Helix aspersa Müller and the photoperiodic contrôl of annual activity and reproduction. J. Comp. Physiol., G.B., 142, 89-94.

CHARRIER, M., 1980.- Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse Doct. 3ème cycle, Université de RENNES I, 330 p.

CREESE, R.G., UNDERWOOD, A.J.- 1976.- Observations on the biology of the Trochid Gastropod Austrococochlea constricta (Lamarck) (Procobranchia). I. Factors affecting shell-banding pattern. J. exp. mar. Biol. Ecol., 23, 211-228.

DAGUZAN, J., 1982.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). II. Evolution de la population juvénile de l'éclosion à l'âge de 12 semaines, en bâtiment et en conditions d'élevage contrôlées. Ann. Zootechn.,31, 87-110.

DAGUZAN, J., 1985a.- Contribution à l'élevage mixte de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) : Importance de l'hibernation, de l'âge et de la charge biotique des jeunes au cours de la phase "engraissement" en parcs extérieurs. Bull. Inf. Techn. I.T.A.V.I. sur "l'élevage de l'escargot", PARIS, 12 p.

DAGUZAN, J., 1985b.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris : Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). III. Elevage mixte (reproduction en bâtiment contrôlé et engraissement en parc extérieur) : Activité des individus et évolution de la population juvénile selon la charge biotique du parc. Ann. Zootechn. 34, n°2, 127-148.

JEPPESEN, L.L., NYGARD, K., 1976.- The influence of photoperiod, temperature and internal and internal factors on the hibernation of Helix pomatia L. Viddensk. Medd. dansk. naturisform., 139, 7-20.

HALIOTIS, 16 (1987) : 13 - 20

LA CROISSANCE DE L'ESCARGOT *HELIX POMATIA* ELEVE EN CONDITIONS HORS SOL CONTRÔLEES. INFLUENCE DES PARAMETRES D'ENVIRONNEMENT.

par

Philippe GOMOT, Annette GOMOT, Armand DERAY

Laboratoire de Zoologie et Embryologie, UA CNRS 040687, Faculté des Sciences, place Leclerc, 25030 Besançon Cedex (France)

Centre Universitaire d'Héliciculture, 5 rue Ronchaux, 25000 Besançon (France)

ABSTRACT : GROWTH OF THE SNAIL *HELIX POMATIA* BRED IN BOXES UNDER CONTROLLED CONDITIONS. INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL PARAMETERS.

Groups of 10, 20, 30 or 40 young snails (*Helix pomatia* ; mean weight 0,4 g) have been maintained during 205 days under artificial controlled conditions in self-cleaning boxes :

- L : D, 18-6 ; temperature : 20° C
- L : D, 8-16 ; temperature : 20° C
- L : D, 18-6 ; temperature : 15° C
- L : D, 8-16 ; temperature : 15° C.

Our analysis allow us to conclude on the one hand, that the growth rates (K*) are significatively different in the four experiments respectively : 17,11 ; 14,54 : 12,55 ; 8,95 and on the other hand, that in any case the lowest concentrations (10 and 20) promote body growth.

Key words : *Helix pomatia*, growth, temperature, photoperiod, grouping.

RESUME :

De jeunes Escargots de Bourgogne (poids moyen 0,4 g) groupés par 10, 20, 30 ou 40 par enceinte d'élevage sont mis en croissance durant 205 jours sous différentes conditions d'environnement totalement artificielles :

- condition 1 : photophase 18 h ; température : 20° C
- condition 2 : photophase 8 h ; température : 20° C
- condition 3 : photophase 18 h ; température : 15° C
- condition 4 : photophase 8 h ; température : 15° C.

La comparaison des taux de croissance (K**) montre que ceux-ci sont significativement différents pour les conditions 1, 2, 3, 4 et leurs valeurs respectives moyennes sont de 17,11 ; 14,54 ; 12,55 et 8,95. D'autre part, les concentrations les plus faibles (10 et 20) sont plus favorables que les plus fortes (30 et 40).

Mots clés : *Helix pomatia*, croissance, température, photopériode, groupement.

*Growth rate : $K = \frac{\text{Log P2} - \text{Log P1}}{t}$

P1 : mean weight at time 1 (t1) ; P2 : mean weight at time 2 (t2) ; t : t2 - t1.

**Taux de croissance : $K = \frac{\text{Log P2} - \text{Log P1}}{t}$

P1 : poids moyen au temps t1 ; P2 : poids moyen au temps t2 ; t : t2 - t1.

INTRODUCTION

En France, depuis plusieurs années le travail de quelques équipes dont la nôtre a permis de mettre au point l'élevage de l'Escargot "Petit Gris" *Helix aspersa* Müller en déterminant les paramètres écophysiologiques favorables à sa croissance. Parmi ceux-ci, dès 1982 GOMOT et al. montrent que des photophases longues (18 ou 24 h d'éclairement par jour) favorisent la croissance, tandis que les courtes (8 ou 12 h d'éclairement par 24 h) bloquent ce phénomène à l'âge de 2 mois. Dans des enceintes de volume déterminé, LUCARZ (1982) montre que la densité de population conditionne à la fois le taux de croissance et la taille maximale des Escargots. Ainsi, pour de faibles concentrations de 4 à 50 animaux au m², la croissance est très rapide et les Escargots atteignent un poids moyen important de 13,5 g en 6 mois, tandis qu'à des groupements plus élevés de 100 Escargots au m², la croissance est très ralentie et après 6 mois, seuls quelques animaux atteignent la taille adulte avec un poids moyen de 5,4 g. Ainsi, placés dans les conditions de groupement et d'éclairement favorables, de jeunes Escargots Petits Gris peuvent devenir adultes en 4 à 6 mois.

En ce qui concerne l'Escargot de Bourgogne *Helix pomatia*, on connaît peu de choses sur la croissance, cette espèce étant beaucoup plus difficile à élever. Les données bibliographiques sont rares et relatent seulement quelques tentatives d'élevage comme celle de TURECK (1970) qui réussit à suivre la croissance d'une dizaine de juvéniles jusqu'à l'âge de 85 jours. Avec sa raréfaction dans la nature et une forte demande de l'industrie de la conserve française dont l'Escargot de Bourgogne constitue l'essentiel de la matière première, de nouveaux essais de domestication de cet animal ont été entrepris. Ainsi, VINCENT et al. (1982) signalent qu'il est possible d'obtenir la croissance continue de 2 000 jeunes éclos au laboratoire jusqu'au stade adulte. Ce résultat encourageant et l'enjeu économique et écologique que représente cette espèce nous a incité à reprendre ces expériences pour essayer de mettre en évidence l'action plus ou moins stimulatrice sur la croissance pondérale de différentes combinaisons de paramètres autécologiques déjà bien étudiés chez *Helix aspersa*, à savoir : température, photopériode et groupement.

MATERIEL ET METHODES

1. ORIGINE DES ANIMAUX

Des géniteurs récoltés dans la nature au printemps, en période de reproduction, et placés dans des parcs extérieurs ont fourni des pontes qui ont été mises à incuber au laboratoire sur substrat de terre. Après l'éclosion, 2 400 jeunes Escargots placés en "nursery" reçoivent de la lumière artificielle type lumière du jour (photophase 18 h par jour) à la température de 20° C ± 2° C. A 4 semaines, ils atteignent un poids moyen de 0,4 g et sont alors répartis en plusieurs lots expérimentaux.

2. MATERIEL UTILISE

- Des batteries d'engraissement mises au point dans notre Centre, constituées de plusieurs étages de cellules autonettoyantes où un arrosage quotidien est programmé le matin ;

- 4 zones d'élevage séparées où les paramètres d'environnement tels que photophase, température et humidité sont réglés indépendamment. Chaque zone d'élevage reçoit une batterie d'engraissement.

3. DIFFERENTS PARAMETRES CONSIDERES

Photophase : 2 photophases artificielles type lumière du jour sont expérimentées : une longue de 18 h (6 h de scotophase) qui est appliquée dans 2 des 4 zones, une courte de 8 h (16 h de

scotophase) dans les 2 autres.

Température : pour chaque photophase, 2 températures constantes sont essayées : 15° C et 20° C.

Par conséquent, à chaque zone correspond une des combinaisons température-photophase suivantes :

- 18 h d'éclairement/24 h - 20° C
- 18 h d'éclairement/24 h - 15° C
- 8 h d'éclairement/24 h - 20° C
- 8 h d'éclairement/24 h - 15° C.

Groupement : pour chacune des combinaisons photophase-température, on suit l'influence de 4 concentrations en Escargots par cellule d'élevage de 0,5 m², à savoir les groupements 10, 20, 30 et 40. Pour chaque cas, l'expérience est répétée dans 6 cellules identiques.

Poids moyen : pour tous les lots, il est identique à la mise en cellule d'engraissement (0,4 g ± 0,01) et quel que soit le groupement.

Mortalité : elle est calculée dans chaque lot expérimental en fonction du nombre d'animaux qui restent aux dates des différentes pesées.

Humidité : on dispose d'un système d'humidification qui assure un taux moyen de 95 %.

Nourriture : la nourriture utilisée est un aliment composé pour Escargot de type UCAAB.

4. RECUEIL DES DONNEES

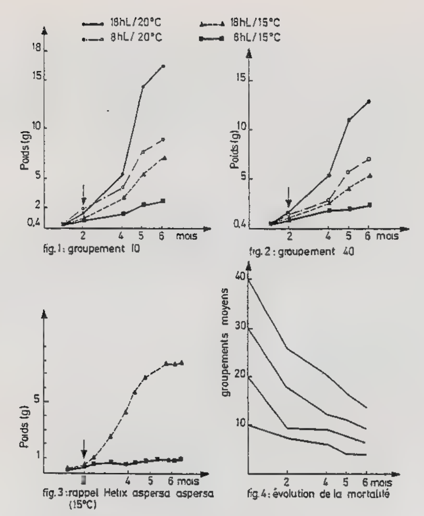
Dans chacune des situations expérimentales précédemment décrites, 3 lots sur 6 sont utilisés pour l'analyse de l'évolution pondérale, alors que les 3 autres sont utilisés pour l'observation cytologique de l'appareil génital qui fera l'objet d'un travail complémentaire. Les lots qui servent à notre expérience sont pesés régulièrement en faisant alterner des pesées globales (à la mise en cellule d'élevage et au 5e mois) et des pesées individuelles avec réalisation des histogrammes des poids des Escargots (aux 2e, 4e et 6e mois).

RESULTATS

1. EXPRESSION DES RESULTATS EN FONCTION DES TAUX DE CROISSANCE ET DU POIDS MOYEN SUR TOUTE LA DUREE DE LA CROISSANCE (Tableau I)

a) Effets de la température et de la lumière

Dans chaque cas, la dynamique de croissance est mise en évidence par l'expression du poids moyen et le calcul du taux de croissance K déterminé après 6 mois d'expérience sur 3 lots. Quel que soit le groupement considéré (10, 20, 30 ou 40), il est possible d'effectuer un classement en fonction des performances de croissance des populations des différentes zones. Le meilleur taux est obtenu avec un régime de photopériode longue et une température de 20° C ; viennent ensuite dans l'ordre celui obtenu sous photoperiode courte à 20° C, puis celui sous photophase de 18 h à 15° C et enfin celui en photophase de 8 h à 15° C. Ainsi, les animaux élevés à 20° C grandissent le mieux, mais nous constatons aussi que pour une température donnée (20° C ou 15° C), le taux de croissance le plus important est observé avec une photophase de 18 h, celui résultant de l'effet d'une photopériode courte étant toujours plus faible. Les comparaisons montrent aussi que pour une photophase donnée (18 h ou 8h), les meilleurs résultats sont issus des zones où la température est de 20°C. Le test non paramétrique



<u>Helix pomatia</u> : évolution du poids moyen et de la mortalité en fonction du temps aux différents conditionnements

Tableau I : <u>Helix pomatia</u>. Taux de croissance et poids moyen en fonction de la concentration et des paramètres d'environnement (photophase - température)

t° / photophase \ Concentrations (0,5m²)		10		20		30		40	
		K x 10⁻³	PM	K x 10⁻³	PM	K x 10⁻³	PM	K x 10⁻³	PM
20°C	18hL /24h	18,5	17,50	18,2	16,35	16,8	12,63	16,7	12,50
	8hL /24h	15,0	9,60	15,8	10,38	14,9	7,99	14,1	7,30
15°C	18hL /24h	14,5	7,36	12,6	5,33	13,7	6,65	12,5	5,27
	8hL /24h	11,2	4,15	9,4	2,79	8,8	2,37	8,9	2,42

de Mann et Whitney nous indique que les différences entre les taux de croissance sont statistiquement significatives avec un coefficient de sécurité de 0,05.

b) Action du groupement

Pour chaque densité de population, on observe le type de classement décrit précédemment et on note une différence entre la croissance des Escargots des lots ayant moins de 20 individus par cellule et ceux des lots ayant plus de 20 individus par cellule. En effet, pour des concentrations inférieures ou égales à cette limite, on note des valeurs de taux de croissance toujours plus élevées que celles obtenues pour des groupements supérieurs (30 ou 40).

c) Analyse de la mortalité

Elle permet de voir, quel que soit le paramètre considéré (concentration, température, photopériode), que les taux de mortalité évoluent toujours de façon proportionnelle aux différentes dates de l'expérience. Par exemple, si l'on fixe les paramètres température-photopériode et qu'on analyse la mortalité en fonction des concentrations, il apparaît que les taux se rangent toujours dans le même ordre, quel que soit le moment de l'expérience (Fig. 4). Ainsi, après 6 mois de croissance, on note dans tous les cas une mortalité moyenne de l'ordre de 70 %, la valeur la plus faible étant obtenue pour le groupement le moins important.

2. MISE EN EVIDENCE DE L'EVOLUTION PONDERALE EN FONCTION DU TEMPS

a) Courbes de croissance

Elles permettent d'illustrer l'évolution du poids moyen des différents lots à plusieurs moments de l'expérience (voir Matériel et Méthodes). La croissance est exprimée sur 6 mois. En effet, à cette date, les lots qui ont le mieux évolué présentent des animaux avec une taille et un poids d'intérêt commercial (13 à 18 g) ; d'autre part, une pesée réalisée au 7e mois nous a confirmé que les animaux ne grandissaient plus. Cependant, aucun caractère morphologique externe ne nous permet de qualifier les individus d'adultes, contrairement au Petit Gris *Helix aspersa* Müller qui "borde" sa coquille. Les figures 1 et 2 représentent l'évolution pondérale moyenne de 3 lots d'Escargots soumis pendant 6 mois aux 4 combinaisons de température-photopériode préalablement définies ; seules apparaissent les courbes relatives aux concentrations extrêmes (10 et 40) car les groupements intermédiaires (20 et 30) ont une évolution globale similaire. Il se dégage alors un classement identique à celui observé sur le Tableau I avec un net décalage pour le tracé obtenu sous photopériode longue et 20° C. Il apparaît également que jusqu'à 2 mois d'élevage, le mode de distribution de la lumière (18 h ou 8 h) par tandem de température n'a pas d'influence prépondérante sur la croissance, le poids moyen des différents lots restant dans tous les cas de figure très voisin jusqu'à cette date. Ce phénomène est particulièrement net à faible concentration (10) où se dégage le mieux l'influence des paramètres température et lumière. La figure 3 rappelle une analogie de comportement chez *Helix aspersa* en croissance où le même processus est observé jusqu'à 2 mois (GOMOT et al., 1982).

b) Histogrammes de répartition

Ils représentent le pourcentage des animaux en fonction de leur répartition dans différentes tranches de poids à différentes dates de la croissance. Pour une illustration plus claire, nous analysons dans ce paragraphe uniquement les résultats obtenus avec les combinaisons de paramètres expérimentaux les plus et les moins performants, à savoir :

- photophase de 18 h, 20° C : groupement faible (10), groupement fort (40),
- photophase de 8 h, 15° C : groupement 10, groupement 40.

à la mise en cellule d'élevage

2 mois

6 mois

64 %

fig 5 · photophase 18L, temperature 20°C, groupement 10.

22 %

fig. 6. photophase 18L, temperature 20°C, groupement 40

fig. 7: photophase 8L, temperature 15°C, groupement 10.

fig 8: photophase 8L, temperature 15°C, groupement 40.

18hL / 20°C

[10]

[40]

8hL / 15°C

[10]

[40]

Poids (g)

mois

fig. 9: évolution de la croissance en fonction du groupement

<u>Helix</u> <u>pomatia</u>: Evolution du pourcentage des escargots en fonction du poids pendant l'expérience



A la mise en cellule d'élevage, tous les animaux pèsent entre 0 et 1 g (Fig. 5, 6, 7, 8). Au 2e mois d'engraissement, les populations restent encore très homogènes en poids (entre 0 et 5 g) avec, dans tous les cas, le plus grand nombre d'animaux pesant entre 1 et 2 g. A cette date, aucune des conditions d'environnement ne semble plus favorable qu'une autre (Fig. 5, 6, 7, 8). A la fin de l'expérience ou 6e mois, il apparaît, sous les conditions d'environnement les plus stimulantes (18 h d'éclairement et 20° C), un étalement d'une proportion importante d'animaux vers des poids plus élevés, en particulier, pour un certain nombre d'entre eux, dans des tranches de poids supérieures ou égales à 15 g qui sont économiquement les plus appréciées (Fig. 4 et 5). En revanche, sous l'action des paramètres les moins efficaces (8 h d'éclairement et 15° C), ce phénomène est inexistant et tous les Escargots restent répartis après 6 mois dans des classes de poids voisines de 5 g qui sont inutilisables commercialement (Fig. 7 et 8). Ce décalage d'un effectif plus ou moins important d'Escargots vers des classes de poids supérieures à 15 g semble spécifiquement lié à l'action du groupement par cellule d'élevage. En effet, il apparaît qu'à conditions égales de température et de photopériode stimulatrices (Fig. 5 et 6), mais avec deux concentrations différant d'un coefficient 4, le pourcentage final en Escargots d'un poids supérieur ou égal à 15 g est 3 fois plus important avec le groupement le plus faible (64 % contre 22 %). Cette observation a été analysée dans le temps et l'on peut voir que c'est à partir de 4 mois d'élevage que se fait cette discrimination entre les dynamiques de croissance en fonction du groupement (Fig. 9).

DISCUSSION - CONCLUSION

La maîtrise de l'élevage des Escargots en conditions contrôlées artificielles, qui est depuis plusieurs années une des préoccupations de notre équipe, nous a rapidement contraints à la diversification des espèces à étudier. Aussi, face à une demande économique régionale et nationale pressante, nos investigations ont porté tour à tour sur les capacités de croissance d'une petite espèce telle que le Petit Gris, puis sur celles d'une variété plus grosse qu'est l'Escargot de Bourgogne.

A la suite de cette étude, nous pouvons dire que la croissance d'*Helix pomatia* en enceinte d'élevage hors sol est possible en modulant les paramètres d'environnement essentiels que sont la température, la photopériode et le groupement. Malgré une mortalité finale non négligeable qui n'enlève cependant aucune valeur comparative à nos résultats puisqu'elle évolue proportionnellement dans l'ensemble des lots expérimentés pendant toute la durée de l'expérience, nous avons pu, pour la première fois, maintenir en croissance pendant 6 mois et en conditions totalement contrôlées de jeunes Escargots de Bourgogne. L'importance des pertes s'explique par le fait que l'expérience a été menée sans en fixer préalablement une durée déterminée ; en effet, il était plus important pour nous de connaître le poids maximal que pouvaient atteindre les animaux placés sous chacune des combinaisons de paramètres d'ambiance afin d'en dégager la plus performante. Ainsi, dans les meilleures conditions d'environnement, les poids moyens obtenus après 6 mois sont supérieurs à ceux exigés par le commerce (17,5 g contre 13 g) et nous pouvons dès à présent avancer que cette "valeur marchande" est obtenue entre le 4e et le 5e mois, ce qui réduit d'autant le taux de mortalité. Ceci a pu être possible en associant les actions stimulantes d'une température de 20° C, d'une photophase de 18 h et d'un groupement inférieur ou égal à 20 individus pour 0,5 m². Enfin, ce travail permet de mettre en évidence deux dates charnières au cours du cycle de croissance hors sol d'*Helix pomatia*, à savoir :

- au 2e mois d'élevage, l'apparition de l'action stimulante des photopériodes longues par rapport à celle défavorable des photopériodes courtes, quels que soient la température et le groupement ;

- au 4e mois, se dégage l'effet du groupement : il apparaît qu'une concentration initiale faible permet de multiplier du simple au triple la proportion finale d'animaux économiquement intéressants.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une convention CIFRE (n° 84.139) entre l'Association Nationale de la Recherche Technique (Ministère de la Recherche et de la Technologie) et les Etablissements ROMANZINI, conserveurs d'Escargots.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

GOMOT, L., ENEE, J., et LAURENT, J., 1982. Influence de la photopériode sur la croissance pondérale de l'Escargot *Helix aspersa* Müller en milieu contrôlé. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 294 : 749-752.

LUCARZ, A., 1982. Effet du groupement sur la croissance pondérale d'Escargots *Helix aspersa* Müller. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 294 : 753-756.

TURECK, F.J., 1970. Growth in the early juvenile roman snail *Helix pomatia* L. and secondary netto production. *Biologica (Bratislava)*, 25 : 555-558.

VINCENT, C., DERAY, A., ENEE, J., CLERC, M., JUGAND, M.H., JUGAND, F., et BOLZONI, D., 1982. Nombre d'oeufs par ponte, durée d'incubation et croissance en laboratoire de *Helix pomatia* L. (Gastropoda : Pulmonata). *Haliotis*, 12 : 13-20.

HALIOTIS, 16 (1987) : 21 - 30

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE L'INCUBATION ET DE SON INFLUENCE SUR LA CROISSANCE DES JUVENILES CHEZ *HELIX ASPERSA* (Müller)

(Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore)

par

Dominique LE CALVE
Laboratoire de Zoologie Générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA)
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu.
Avenue du Général-Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT : CONTRIBUTION TO THE STUDY OF INCUBATION AND ITS INFLUENCE ON THE GROWTH OF JUVENILE *HELIX ASPERSA* (Müller) (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora).

The study of the incubation of the eggs of the common garden snail *Helix aspersa*(Müller) shows the importance of temperature and the presence or absence of soil as a substrate on the parameters of incubation such as the length of incubation and of hatching, and hatching rate. Optimal conditions occur at 25°C in darkness and without substrate.

A study of the growth of young snails raised under the same incubation conditions enable an evaluation of the evolution of growth during the first six weeks after hatching. Here also the optimal conditions of incubation produced the best growth.

Key words : Helix aspersa. Incubation. Growth of Young snails.

RESUME :

L'étude de l'incubation des oeufs de l'escargot Petit-gris,*Helix aspersa* (Müller), permet de mettre en évidence l'importance de la température et de la présence ou de l'absence de terre comme substrat d'incubation sur des paramètres tels que les durées d'incubation et d'éclosion et le taux de natalité. Les conditions optimales sont réunies lors d'une incubation à 25°C, à l'obscurité et en absence de substrat.

Une étude de la croissance des juvéniles placés dans des conditions d'élevage identiques permet d'évaluer l'influence des conditions d'incubation sur l'évolution de la croissance pondérale durant les six premières semaines suivant leur naissance. Ainsi, les conditions optimales d'incubation coïncident avec la meilleure croissance observée.

Mots clés : Helix aspersa. Incubation. Croissance des juvéniles.

INTRODUCTION.

Récemment, de nombreux travaux concernant la reproduction et la croissance de l'escargot Petit-gris, *Helix aspersa* (Müller), en conditions thermohygrométriques et photopériodiques contrôlées, ont été réalisés (CHARRIER et DAGUZAN, 1978 , CHARRIER, 1980 ; GOMOT et ENEE, 1980 ; GUEMENE, 1981 ; DAGUZAN, 1981, 1982, 1983 ; LE GUHENNEC et DAGUZAN, 1983 ; LE GUHENNEC, 1986.

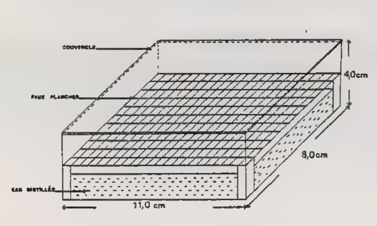
A notre connaissance, il n'a pas encore été envisagé d'évaluer les relations pouvant exister entre les conditions d'incubation des oeufs et la croissance des juvéniles. Notre étude a donc pour objet de déterminer des conditions optimales d'incubation, tant du point de vue de la température et de la photopériode, que de la présence ou de l'absence de substrat et d'évaluer l'influence de ces conditions d'incubation sur la croissance pondérale des juvéniles de la naissance à l'âge de 6 semaines.

MATERIEL ET METHODES.

L'incubation des oeufs de l'escargot Petit-gris est étudiée de façon à pouvoir éval l'influence de la présence ou non de la terre comme substrat d'incubation, de la températu et de la lumière sur les paramètres de reproduction définis par DAGUZAN (1983).Nous utiliso des armoires climatisées et thermostatées de type "JOUAN" et des chambres froides, l'écla rage programmable étant dispensé par des neons, type "lumière du jour" sur lesquels l'adapt tion de filtres de rhodoïd colorés permet d'obtenir deux longueurs d'onde du spectre lumine visible caractérisées par les lumières Bleue (4200 A° à 4800 A°) et Jaune (5700 A°à 7300 (LE GUHENNEC, 1986). Le matériel biologique est constitué de lots de 50 oeufs issus d'u même ponte, de façon à ne pas utiliser les oeufs des petites pontes qui pourraient éventuel ment avoir une influence négative sur le taux d'éclosion comme l'ont démontrés WOLDA e KREULEN en 1973 chez *Cepaea nemoralis*.

Des coupelles de verre disposées sur un faux plancher dans des boites de plexiglas transparent (11,0 x 8,0 x 4,0 cm) constituent le support des oeufs lors des expérience concernant l'incubation sans substrat. Les oeufs sont disposés sur une seule épaisseur il a en effet été observé un retard de croissance embryonnaire des oeufs situés au milie de la ponte de *Lymnaea stagnalis* L.(De LARAMBERGUE, 1939). De l'eau répandue au fond de l boite hermétiquement fermée permet d'obtenir une humidité relative de 100 % (Fig. 1). U appareillage similaire mais pourvu d'un système d'aération a permis d'étudier l'incubatio des oeufs de *Limax fluvus* L. disposés sur du papier filtre maintenu humide (DAXL, 1970).

Les manipulations "avec substrat sont réalisées avec des petits pots de terre cuite (diam. = 9 cm, H : 9 c utilisés lors de la ponte et rempli de terre. Ces récipients sont disposé sur un tapis de mousse synthétiqu imbibée d'eau afin que la terre conse une forte humidité.



Fif. 1 - Enceinte d'incubation des oeufs d'escargots Petits-gris *Helix aspersa* Müller.

Les juvéniles obtenus sont élevés dans des salles présentant une température de 20 ± 2°C, une humidité relative de 80 ± 5 % Hr et une photopériode de 18 h de photophase et 6 h de scotophase. Les jeunes individus sont placés dans des boîtes de plexiglass (11,0 x 8,0 x 4.0 cm) nettoyées deux fois par semaine et nourris avec un aliment composé "Sanders" distribué "ad libitum". Un tapis de mousse synthétique imbibée d'eau au fond de la boîte assure une forte humidité ambiante.

La croissance des juvéniles est évaluée par des pesées réalisées à l'aide d'une balanc "Mettler PL 2000" (précision 10^{-3} g) tous les quinze jours et jusqu'à l'âge de 6 semaines. L'établissement d'une régression linéaire entre le poids des jeunes escargots et le temps, permet, par comparaison des différents coefficients de régression, d'évaluer l'influence des conditions d'incubation sur la croissance pondérale au cours des 6 premières semaines de la vie du juvénile. Enfin, les expériences se déroulent de la fin avril au début d'août 1985.

RESULTATS.

1. **Mise en évidence des conditions optimales d'incubation.**

L'étude de l'incubation des oeufs de l'escargot Petit-gris est dans un premier temps réalisée en fonction de températures variant de 10°C à 25°C, à l'obscurité.

Tableau I : Paramètres de reproduction de *Helix aspersa* Müller, obtenus en fonction de la température et de la présence ou non de substrat d'incubation. (S-: sans substrat ; S+ : avec substrat). Les résultats correspondent aux valeurs moyennes ± l'erreur standart.

Paramètres \ Température		10°C	15°C	20°C	25°C
Taille de l'échantillon (nombre d'oeufs)	S-	150	150	150	150
	S+	50	150	150	150
Durée d'incubation (en jours)	S-	28,7 ± 2,8	19,7 ± 0,8	10,3 ± 0,4	8,7 ± 0,4
	S+	49,0 ± 3,0	29,7 ± 2,0	12,7 ± 1,3	12,0 ± 1,2
Durée d'éclosion (jours)	S-	6,7 ± 1,5	1,3 ± 0,8	1,0 ± 0,0	0
	S+	11,0 ± 2,1	3,3 ± 2,3	1,7 ± 1,1	0
Taux d'éclosion (%)	S-	94,7 ± 0,1	98,0 ± 0,1	96,0 ± 0,1	91,3 ± 0,2
	S+	76,0 ± 0,2	92,0 ± 0,2	80,0 ± 0,2	88,0 ± 0,2

Les températures extrêmes permettant un développement embryonnaire sont fixées, au cours de cette expérience, à 10°C et 25°C, des essais à 5°C et 32°C n'ayant pas été suivis d'une éclosion. L'incubation et l'éclosion sont décrites par une relation linéaire établie entre les durées d'incubation et d'éclosion et la température (Fig. 2). Les différences constatées entre les durées moyennes d'incubation sont très significatives ($P < 0,01$) à l'exception de celles observées en présence de substrat à 20°C et 25°C, et l'hétérogénéité de ces données diminue quand la température augmente.

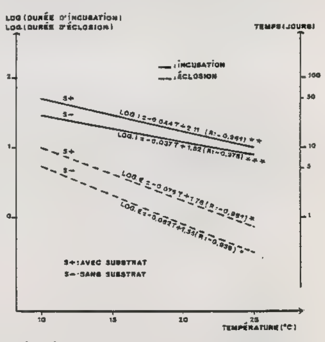


Fig. 2 - Droites de régression linéaire de la durée d'incubation et de la durée d'éclosion des oeufs de *Helix aspersa* (Müller) en fonction de la température d'incubation.

(Signification des coefficients de corrélation : ° $P < 0,1$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

De plus, la présence de substrat retarde l'apparition des nouveau-nés qui séjournent quelque temps dans le nid de ponte avant d'apparaître sur la terre, la durée d'éclosion étant d'autant plus longue que la température d'incubation est faible.

Un test t de Student permet de vérifier que la différence entre les coefficients de régression (ou pentes des droites de régression) est significative au seuil de P < 0,2 pour l'éclosion. Les paramètres de reproduction tels que l'incubation et l'éclosion sont donc influencés par la température, les durées les plus courtes étant relevées à 25°C. Ainsi, quelle que soit la température considérée, en présence de substrat, les durées d'incubation et d'éclosion sont beaucoup plus importantes. En outre, plus la température d'incubation est proche de 25°C, plus les résultats obtenus avec ou sans substrat sont proches.

Cette étude est complétée par l'utilisation de photopériodes et de longueurs d'onde différentes à la température de 25°C (Tabl. II).

Tableau II - Paramètres de reproduction de *Helix aspersa* (Müller) enregistrés en fonction de la durée de la photophase, de la longueur d'onde et du substrat d'incubation (expériences réalisées à 25°C). Les résultats correspondent aux valeurs moyennes ± l'erreur standart.

		Lumière blanche 4000 A° < λ < 7500 A°					Lumière bleue 4200 A° < λ < 4800 A°	Lumière jaune 5700 A° < λ < 7300 A°
Paramètres \ Durée de la photophase (heures)		0	6	12	18	24	24	24
Taille de l'échantillon (nb d'oeufs)	S-	150	250	250	150	150	200	200
	S+	150	150	200	100	150	-	-
Durée d'incubation (jours)	S-	8,7 ± 0,4	9,4 ± 0,3	9,3 ± 0,5	7,0 ± 0,0	8,0 ± 0,0	8,0 ± 0,9	7,0 ± 0,5
	S+	12,0 ± 1,2	17,0 ± 0,0	14,0 ± 0,0	11,5 ± 0,7	11,0 ± 0,0	-	-
Durée d'éclosion (en jours)	S-	0	0	0	1,0 ± 0,0	0	0,5 ± 0,6	0
	S+	0	0	1,0 ± 0,0	0	0,7 ± 0,4	-	-
Taux d'éclosion (%)	S-	91,3 ± 0,2	91,2 ± 0,1	89,3 ± 0,1	95,0 ± 0,3	88,0 ± 0,2	76,5 ± 0,2	69,0 ± 0,1
	S+	88,0 ± 0,2	82,0 ± 0,2	66,0 ± 0,2	82,0 ± 0,3	68,1 ± 0,3	-	-

On note qu'il n'existe pas de corrélation d'une part entre la durée d'incubation et celle de la photophase (coefficients de corrélation : - 0,603 sans substrat et - 0,507 avec substrat) et d'autre part entre la durée d'éclosion et celle de la photophase (coefficient de corrélation : 0,353 sans substrat et 0,383 avec substrat). Par contre, les différences enregistrées entre les différentes durées d'incubation sont hautement significatives (P < 0,001), à l'exception de celles observées pour 6 h et 12 h de photophase, sans substrat. De plus, les éclosions sont synchronisées par l'utilisation d'une température de 25°C. Il semble cependant que, pour la température de 25°C et la durée de la photophase de 24 h, les résultats soient plus homogènes quelle que soit la longueur d'onde caractérisant les lumières bleue et jaune.

La comparaison générale par un test de Wilcoxon, des écarts systématiques entre les taux de natalité après incubation en présence ou en absence de substrat, permet de rejeter l'hypothèse d'égalité au risque de 1 %. Le taux de natalité apparaît donc plus faible après une incubation en terre humide.

2. **Relations entre les conditions d'incubation des oeufs et la croissance des juvéniles de l'éclosion jusqu'à l'âge de 6 semaines.**

De façon à ne retenir que l'influence de la température et de la lumière subies au cours de l'incubation sur le démarrage de la croissance des juvéniles, nous n'exposons ici que les résultats de la croissance durant les 6 premières semaines de la vie après incubation en absence de substrat.

Les escargots nouveau-nés, originaires d'une même ponte et nés le même jour sont immédiatement mis dans les conditions d'élevage définies précédemment, à raison de 43 à 49 individus par boîte d'élevage (11,0 x 8,0 x 4,0 cm) ; chaque lot expérimental comprenant 1 à 5 enceintes d'élevage (Tabl. III). Afin d'avoir des résultats comparables, au bout de 6 semaines de croissance, seules les enceintes contenant des effectifs similaires sont alors retenues pour l'analyse statistique. Cette opération permet de supprimer l'influence éventuelle d'un effet de la densité sur la croissance des individus bien que cela se fasse avec une perte d'information (certaines expériences n'étant représentées que par 1 ou 2 lots expérimentaux).

La population des juvéniles de 6 semaines peut être décrite en fonction de la mortalité, du poids moyen des individus et de l'hétérogénéité plus ou moins importante de la population.

Tableau III - Principales caractéristiques de la population de jeunes escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller), âgés de 6 semaines, en fonction des conditions d'incubation des oeufs (sans substrat) subies préalablement.
(P : Photophase ; S : Scotophase ; B : lumière blanche ; Bl : lumière monochromatique bleue ; J : lumière monochromatique jaune).

Conditions d'incubation		Nombre de lots	Effectifs		Poids moyens à 6 semaines (en mg)
			Nouveau-nés	Juvéniles 6 sem.	
Température < 25°C obscurité	10°C	3	142	127	540,8 ± 26,0
	15°C	3	147	132	518,3 ± 20,7
	20°C	3	143	135	738,4 ± 24,2
Température = 25°C Photopériode variable (P/S en h)	0/24	2	95	80	1 297,4 ± 62,8
	6/18 B	5	228	204	640,4 ± 26,4
	12/12 B	3	146	129	683,5 ± 52,1
	18/6 B	1	49	41	430,3 ± 34,1
	24/0 B	2	85	79	550,8 ± 28,3
	24/0 Bl	2	88	78	827,7 ± 70,2
	24/0 J	4	177	154	497,8 ± 22,4

a) Mortalité.

Quelles que soient les conditions d'incubation des oeufs, les taux de mortalité ne diffèrent pas significativement et sont inférieurs à 16 %.

b) Poids moyen des individus.

Les escargots des divers échantillons présentent des poids moyens très différents, à l'âge de 6 semaines (de 430 mg à 1 297 mg).

On constate que les juvéniles qui montrent un poids moyen inférieur à 600 mg, ont subi pour 40 % d'entre eux, une incubation à 10°C ou à 15°C. De plus, la croissance la plus importante est observée après une incubation à 25°C, d'une part à l'obscurité et d'autre part en lumière monochromatique bleue constante.

La croissance pondérale de ces jeunes escargots peut être décrite, entre la naissance et l'âge de 6 semaines, par une régression linéaire établie entre le logarithme du poids moyen des individus et leur âge, pour chaque type d'incubation (Tabl. IV).

Tableau IV - Equations des droites de régression du logarithme du poids moyen (P en mg) des jeunes escargots Petits-gris *Helix aspersa* (Müller), en fonction de leur âge (t en jours), et selon les conditions d'incubation des oeufs (sans substrat) subies préalablement.
(P : Photophase ; S : Scotophase ; B : lumière blanche ; Bl : lumière monochromatique bleue ; J : lumière monochromatique jaune).

Conditions d'incubation		Droites de régression log P = f (t)	Coefficient de corrélation (r)
Température 25°C (obscurité)	10°C	log P = 0,031 t + 1,39	0,994
	15°C	log P = 0,029 t + 1,46	0,991
	20°C	log P = 0,033 t + 1,45	0,989
Température = 25°C Photopériode variable (P/S en h)	0/24	log P = 0,040 t + 1,35	0,992
	6/18 B	log P = 0,032 t + 1,35	0,998
	12/12 B	log P = 0,033 t + 1,31	0,998
	18/6 B	log P = 0,026 t + 1,45	0,999
	24/0 B	log P = 0,031 t + 1,36	0,999
	24/0 BL	log P = 0,031 t + 1,32	0,999
	24/0 J	log P = 0,036 t + 1,23	0,995

Un test t de Student permet de voir si les différences enregistrées entre les différentes droites de régression log P = f (t) sont significatives ou non. Ainsi, pour des températures d'incubation à l'obscurité, comprises entre 10°C et 15°C, les résultats sont identiques. Par contre, une température d'incubation des oeufs de 25°C, à l'obscurité, favorise très significativement ($P < 0,01$) la croissance des jeunes qui vont éclore de ces oeufs. De plus, pour une température de 25°C, quelles que soient la longueur d'onde et la proportion Photophase/Scotophase, les résultats obtenus sont peu différents ; seule, une incubation des oeufs à l'obscurité favorise très nettement la croissance des nouveau-nés pendant les 6 premières semaines de leur vie.

c) Hétérogénéité de la population juvénile.

Il semble que les conditions d'incubation des oeufs influencent l'hétérogénéité plus ou moins importante de la population des jeunes individus, durant les 6 premières semaines de leur vie. Ainsi, il existe une différence significative ($P < 0,05$) entre les coefficients de variation enregistrés après une incubation à 25°C (C V = 58,9 %) sans substrat et ceux obtenus pour des incubations réalisées à des températures plus faibles (10 à 20°C ; C V = 46,1 %). Une température d'incubation de 25°C favorise une plus grande hétérogénéité du poids des individus.

DISCUSSION.

Les conditions d'expérience de l'incubation des oeufs de *Helix aspersa* (Müller) mettent en jeu trois types de paramètres : la présence ou l'absence de substrat d'incubation avec une forte humidité (poche de 100 %), la température (de 10 à 25°C) et la lumière (alternance jour/nuit et deux longueurs d'onde).

Si le problème de l'influence de la présence ou non de substrat sur le déroulement de l'incubation des oeufs de l'escargot Petit-gris a déjà été abordé (GUEMENE, 1981), il n'y a pas eu de résultats concluants (taux de natalité assez faibles en absence de substrat : 13,2 % à 25°C et 72,8 % à 20°C) et il n'a pas été étudié l'influence éventuelle sur le démarrage de la croissance des juvéniles. Cependant, nous savons que le nouveau-né de *Helix aspersa* (Müller) demeure dans le nid de ponte (3-16 jours) avant d'apparaître à la surface (HERZBERG et HERZBERG, 1962) et qu'il absorbe de la terre (GUYARD, 1971) qui joue peut-être un rôle dans l'ensemencement du tube digestif. La durée d'incubation est alors significativement supérieure lors de l'utilisation de la terre comme substrat d'incubation : il apparaît que les nouveau-nés demeurent dans le nid de ponte 3 jours à 25°C, 3 fois plus (10 jours) à 15°C et presque 7 fois plus (20 jours) à 10°C. La température d'incubation agit donc non seulement sur la vitesse de croissance embryonnaire (vitesse maximale à 25°C selon nos résultats et à 20°C selon GUEMENE, 1981) mais semble aussi avoir une grande importance sur le métabolisme du nouveau-né qui serait incapable de mener une vie indépendante rapide après le séjour aux faibles températures expérimentées.

La présence de substrat d'incubation influence aussi le taux d'éclosion qui est toujours inférieur lors de l'utilisation de la terre. Ce fait pourrait être mis en relation avec l'existence de parasites (Nématodes) présents dans la terre et pouvant infester les nouveau-nés (MORAND, publ. en cours) ou au fait que, comme chez *Agriolimax agrestis* L., le taux de mortalité embryonnaire augmente avec la durée du développement (CARRICK, 1942). Cette dernière hypothèse ne serait pas vérifiée ici puisque nous obtenons des taux d'éclosion similaires lors de l'incubation en absence de substrat. Cependant, en absence de toute influence de facteurs abiotiques, on constate qu'il existe déjà une grande variabilité de la durée d'incubation des oeufs issus d'une même ponte chez les Stylommatophores *Helix aspersa* (Müller) (HERZBERG et HERZBERG, 1962 ; GUEMENE, 1981 ; DAGUZAN, 1983) ; *Agriolimax agrestis* L. (CARRICK 1939 ; ARIAS et CROWELL, 1963), *Anguispira alternata* (Kempa, 1975) et *Bradybaena fructicum* (Moor 1982). Le retard de développement des derniers oeufs à éclore serait dû à une différence de vitesse de croissance embryonnaire chez *Agriolimax reticulatus*, les premières divisions cellulaires étant simultanées (CARRICK, 1939), cela ne semble pas se vérifier chez *Achatina fulica Bowdich* (Voelker, 1959) chez qui l'apparition des organes avec l'âge est plus ou moins

constante bien que la forme et la taille des embryons soient très variables (GHOSE 1936b). On peut aussi mettre en doute l'entière fertilité de la ponte, l'examen des oeufs de *Agriolimax reticulatus* ayant une durée d'éclosion supérieure à 12 jours à 20°C révèle l'absence du corps spermatique (décrit par CARRICK, 1939) caractérisant les oeufs fertiles et des pontes peuvent être constituées pour la moitié d'oeufs infertiles (ARIAS et CROWELL, 1963).

L'influence de la photopériode et de la limitation du spectre lumineux à deux zones caractérisant la lumière bleue et jaune se traduit par l'obtention de durées d'incubation significativement différentes mais il apparaît que les durées les plus courtes sont obtenues après exposition des oeufs aux longues durées de la photophase (18 et 24 heures) quelle que soit la longueur d'onde utilisée. Une expérience similaire a été réalisée sur des oeufs de *Limax flavus* L. exposés à l'action d'un rayonnement monochromatique (ultra-violet) et il est apparu une relation entre l'âge de l'embryon à l'exposition et la viabilité des juvéniles (CARMICHAEL, 1931). Dans nos expériences, la lumière bleue (4200 A à 4800 A) semble également être néfaste à l'obtention d'un taux de natalité élevé.

La croissance des Mollusques Gastéropodes a précédemment été étudiée par de nombreux auteurs en fonction de différents critères tels que l'alimentation chez *Agriolimax reticulatus* (CARDOT, 1924) et l'importance du calcium chez *Achatina fulica Bowdich*, le groupement chez *Helix aspersa* Müller (Dan et Bailey, 1982 ; LUCARZ, 1982 ; LUCARZ et GOMOT, 1985) et *Cepaea nemoralis* L. (CAMERON et LARTER, 1979), la lumière chez *Helix aspersa* Müller (HERZBERG et HERZBERG, 1960) ; GOMOT, ENEE et LAURENT,1982 ; LE GUHENNEC et DAGUZAN, 1983 ; LUCARZ, 1984; LE GUHENNEC, 1986) et la température chez les Limaces *Agriolimax agrestis* L. (CARRICK, 1939), *Agriolimax reticulatus*(ARIAS et CROWELL, 1963 ; JUDGE, 1972) et *Arion rufus* L. (LUSIS, 1966).

Il semble cependant que les facteurs abiotiques tels que la température et la lumière subies en cours d'incubation aient une influence sur le démarrage de la croissance : nous obtenons des résultats très différents pouvant aller du simple au triple après six semaines de croissance. De plus, l'absence du substrat d'incubation ne semble pas autant perturber la croissance qu'il a été montré chez *Helix aspersa* Müller(croissance très faible et taux de mortalité de 47 % à 6 semaines) (GUEMENE, 1981). Cependant, il ne s'agit ici que de résultats préliminaires qui sont actuellement complétés par l'utilisation d'un plus grand nombre de lots, ici réduits par le choix fait pour éliminer l'influence de la densité sur la croissance.

CONCLUSION.

Les conditions écologiques auxquelles sont soumis les oeufs de l'escargot Petit-gris *Helix aspersa* Müller, entre la ponte du reproducteur et l'émergence du nouveau-né ont une influence très complexe, tant sur le phénomène de l'incubation lui-même que sur le démarrage de la croissance des juvéniles. Plusieurs faits importants peuvent être retenus :

* La présence de substrat d'incubation est toujours préjudiciable à l'obtention de résultats performants pour l'héliciculture, tant du point de vue des durées d'incubation et d'éclosion que du taux de natalité.
* Les durées d'incubation sont minimales avec l'utilisation d'une température de 25°C. Il existe une relation de type linéaire entre la durée et la température d'incubation (de 10°C à 25°C), ce qui n'est pas le cas lors de l'utilisation de durées de la photophase ou de lumières de longueurs d'onde variables.

• Jusqu'à l'âge de 6 semaines, la meilleure croissance est obtenue pour des jeunes escargots issus d'oeufs ayant subi une incubation à 25°C à l'obscurité. Cependant, à la suite de ces résultats, de nombreuses questions restent encore posées : il faudrait déterminer le ou les facteurs intervenant sur la viabilité des embryons lors de l'utilisation de la terre comme substrat d'incubation ainsi que l'influence des reproducteurs tant au niveau de la formation de l'oeuf que sur l'évolution pondérale des juvéniles.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

ARIAS, R.O. et CROWELL, 1963 - A contribution to the biology of the grey garden slug. Bull. Sc. Calif. Acad. Sc., 62, n°2 : 83-97.

BRISSON, P., 1968 - Développement de l'embryon et de ses annexes et étude en culture in vitro chez les Achatines. (Gastéropodes,Pulmonés). Arch. Anat. Microsc. Morph. Exp., 57 (4) : 345-368.

CAMERON, R A D , CARTER, M.A., 1979.- Intra and interspecific effects of population density on growth abd activity in some Helici land snails. J. anim. Ecol., 48 : 237-246.

CARDOT, M., 1924.- Observations physiologiques sur les embryons des Gastéropodes Pulmonés. J. Physiol. Path. Gen., 22 : 575-586.

CARMICHAEL, E.B., 1931.-The action of ultra-violet radiation on Limax flavus L. I. The varying effects on non pigmented and pigmented embryos. Physiol. Zool., 4, n°4 : 575-580.

CARRICK, R., 1939.- The life history and development of Agriolimax agrestis L., the grey field slug. Trans. R. Soc. Edinb., 59 :563-597.

CARRICK, R., 1942.- The grey field slug Agriolimax agrestis L. and its environnement. Ann.Appl. Biol., 29 : 43-55.

CHARRIER, M. et DAGUZAN, J., 1978.- Etude de la croissance de l'escargot "Petit-gris" Helix aspersa Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Haliotis, 9 : 15-18.

CHARRIER, M., 1980.- Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'escargot"Petit-gris" Helix aspersa Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse de Doctorat de 3ème cycle, Université de RENNES I.

DAGUZAN, J., 1981.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris Helix aspersa (Müller) (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). I. Reproduction et éclosion des jeunes en bâtiment et en conditions thermohygrométriques contrôlées. Ann. Zootechn., 30, 249-272.

DAGUZAN, J., 1982.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris Helix aspersa (Müller) (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). II. Evolution de la population juvénile de l'éclosion à l'âge de 12 semaines, en bâtiment et en conditions d'élevage contrôlées. Ann. Zootechn., 31 : 87-110.

DAGUZAN, J., 1983.- L'escargot et l'Héliciculture. Informations techniques des directions des services vétérinaires. Paris, 65-114.

DAN, N., BAILEY, S E R, 1982.-Growth, mortality and feeding rates of the snail Helix aspersa at different population densities in the laboratory and the depression of activity of Helicid snails by other individuals or their mucus. J. Moll. Stud.,48 : 257-265.

GHOSE, K ch., 1963b. Embryogeneses and larval organs of the giant land snail Achatina fulica Bowdich. Proc. Roy. Soc. Edinb., B, 68 : 237-260.

GODAN, D., 1983.- Pest slugs and snails. Biology ans control. Springer verlag. Berlin, New-York, 145 p.

GOMOT, L. et ENEE, J., 1980.- Biologie de la reproduction de l'escargot Petit-gris Helix aspersa (Müller) : les phases de croissance et la différenciation sexuelle. Ahi. Acad. Fisio criticisiena, 73-85.

GOMOT, L., ENEE, J., LAURENT, J., 1982.- Influence de la photopériode sur la croissance pondérale de l'escargot Helixaspersa Müller, en milieu contrôlé. C. R. Acad. Sci., 294 : 749-752.

GUEMENE, D., 1981.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris Helix aspersa (Müller) (Mollusque Gastéropode Pulmoné). Recherches sur les conditions optimales de ponte, de l'incubation et de l'éclosion des jeunes. D.E.A. Spec. Agron., Université de RENNES.

GUYARD, A., 1971.- Etude de l'autodifférentiation de l'ovotestis et des facteurs contrôlant l'orientation sexuelle des gonocytes de l'escargot Helix aspersa Müller. Thèse de Doct. ès Sciences naturelles, BESANCON.

HERZBERG, F. et HERZBERG, A., 1960.- The effect of cold on the Growth of Helix aspersa. J. Exper. Zool., 145 : 191-196.

HERZBERG, F. et HERZBERG, A., 1962.- Observation on reproduction in Helix aspersa. Amer. Midland, Naturalist., 68 : 297-306.

JUDGE, F.D., 1972.- Aspects of the biology of the Grey Garden Slug (Derocerus reticulatum (Müller). Search Agriculture (Entomology) (Genevea), 2, 19 : 1-18.

LE GUHENNEC, M. et DAGUZAN, J., 1983.- Rôle de la lumière sur la reproduction de l'escargot Petit-gris Helix aspersa (Müller).C. R. Acad. Sci., Paris, 297 : 141-144.

LE GUHENNEC, M., 1986.- Etude de la lumière sur la croissance et la reproduction de l'escargot Petit-gris (Helixaspersa Müller) (Gastéropode, Pulmoné, Stylommatophore). Thèse de Doct., nouv. rég., Université de RENNES I.

LUCARZ, A., 1982.- Effet du groupement sur la croissance pondérale d'escargots Helix aspersa (Müller). C. R. Acad. Sci., 294 : 753-756.

LUCARZ, A. et GOMOT, L., 1985.- Influence de la densité de population sur la croissance diamétrale et pondérale de l'escargot Helix aspersa Müller dans différentes conditions d'élevage. J. Mollusc. Stud., 51 : 105-115.

LUSIS, O., 1966.- Changes induceed in the reproductive system of Arion rufus ater L. by varging environmental conditions. Proc. Malacol. Soc. Lond., 37 :19-26.

MATHER, K., 1965.- Analyse statistique en Biologie. Acta Gauthier-Villars. Paris.

MOOR, B., 1982.- A transitory structure in early organogenesis of the nervous system in Stylommatophores (Gastropoda Pulmonata). Malacologia, 22 n°1-2 : 611-614.

TOMPA, A.S., 1975.- Embryonic use of egg shell calcium in a gastropod. Nature. 255 :232-233.

VOELKER, J., 1959.- Der chemische Einflub von kalziumharbmat auf Wachstum, Entwicklung und Gehäusebau von Achatina fulica Bowdich (Pulmonata). Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., 57 : 37-78.

HALIOTIS, 16 (1987) : 31 - 40

EFFETS DE LA TEMPERATURE ET DE LA PHOTOPERIODE SUR LA CROISSANCE DE *LYMNAEA PEREGRA* (Müller)

(Mollusque Gastéropode Pulmoné Basommatophore)

par

Marie Cécile **LAMBERT** et Jacques **DAGUZAN**.

Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA)
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu
Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT : EFFECTS OF TEMPERATURE AND PHOTOPERIOD ON GROWTH OF LYMNAEA PEREGRA (Müller). *(MOLLUSCA, GASTROPODA, PULMONATA, BASOMMATOPHORA).*

Growth of *Lymnaea peregra* (Müller) was studied in experimental breeding conditions in the laboratory for five temperatures : 5°C, 10°C, 15°C, 20°C and 25°C ; and three photoperiods : 16h photophase / 8h scotophase ; 12h / 12h and 8h / 12h.

Growth was highest for snails kept at 25°C. At 20°C growth of the long photophase snails was slower than that of the medium (12h) and short (8h) animals. On the other hand, at 25°C medium photophase (12h) was markedly more favourable for the early growth of young snails but then progressively long photophases promote the best growth.

Key Words : Growth , Temperature, Photopériod.

RESUME :

La croissance de *Lymnaea peregra* (Müller) est étudiée au laboratoire en conditions expérimentales pour des températures de 5°C, 10°C, 15°C, 20°C, et 25°C et des photopériodes de 16h de photophase / 8h de scotophase, 12h / 12h et 8h / 16h.

La croissance est d'autant plus importante que la température est élevée. A 20°C, les individus placés sous courte (8h) ou moyenne (12h) photophases présentent un taux de croissance plus fort que ceux placés sous longue photophase (16h). Par contre, à 25°C, l'effet favorable des photophases moyennes sur la croissance se fait nettement sentir au cours des premiers mois de la vie, puis progressivement ce sont les longues photophases qui permettent une meilleure croissance.

Mots Clé : Croissance, Température, Photopériode, *Lymnaea peregra*.

INTRODUCTION.

La croissance est une fonction dépendante de nombreux facteurs aussi bien internes qu'externes. Parmi les facteurs abiotiques auxquels sont soumis, en particulier, les Mollusques Gastéropodes limniques, deux paramètres interviennent en permanence au niveau de l'environnement et semblent importants : la température et la photopériode. Ainsi, dès 1854, HOGG constate des variations de croissance chez *Lymnaea stagnalis* (L.). Plus récemment, EL-EMAN et MADSEN (1982), VIANEY-LIAUD (1982) et PARASHAR et RAO (1985) consacrent leurs travaux à l'étude de l'influence de la température sur la croissance des Planorbidés, tandis que VAUGHN (1953) effectue les mêmes recherches chez *Lymnaea stagnalis* . L'influence de la photopériode chez cette même espèce fait également l'objet d'une série d'études réalisées par BOHLKEN et JOOSE (1982) et SEUGE et BLUZAT (1982).

Nous nous proposons donc de voir dans un premier temps quels sont les impacts de la température et de la photopériode sur la croissance de *Lymnaea peregra* (Müller).

MATERIEL ET METHODES.

1. Principales caractéristiques biologiques de *Lymnaea peregra*.

Lymnaea peregra est un Mollusque Gastéropode Pulmoné Basommatophore qui vit dans les mares, étangs, canaux et ruisseaux (Fig.1). Il s'agit d'un phytophage non strict qui consomme algues, plantes aquatiques, débris végétaux ou animaux en état de décomposition. Il se déplace, soit en rampant sur le substrat et les végétaux, soit en nageant sous le film de la surface de l'eau. Cet animal peut vivre assez longtemps à l'air libre quand les conditions deviennent défavorables, il cherche une protection dans le substrat, se rétracte dans sa coquille et ferme son ouverture par un épiphragme. Il peut ainsi survivre pendant plusieurs mois. Enfin, *Lymnaea peregra* est l'hôte de nombreux parasites, en particulier, des Plathelminthes Trématodes.

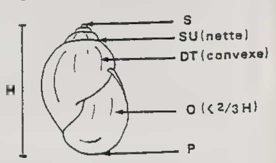


Fig. 1 - Caractéristiques d'une coquille de *Lymnaea peregra* (Müller) (DT : dernier tour de spire ; H : hauteur ; O : ouverture ; P : péristome; S : sommet ; ST : suture).

2. Origine des animaux et conditions d'élevage.

Les Limnées mises en expérience pour cette étude proviennent de pontes obtenues au laboratoire, en élevage, entre le 14 avril et le 2 mai 1985, à partir d'individus prélevés dans un étang, près de RENNES (Ille-et-Vilaine) le 19 mars 1985.

Ces pontes sont mises à incuber à une température de 20°C et sous une photopériode de 12 h de photophase / 12 h de scotophase.

Chaque lot testé est composé de 35 individus, âgés de 10 jours, placés dans un aquarium ne contenant pas de substrat et dont l'eau reçoit en permanence une diffusion d'air comprimé.

Pour les lots soumis à une photophase de 16 h, les diverses températures utilisées sont respectivement : 5°C, 10°C, 15°C, 20°C et 25°C. Par contre, en ce qui concerne l'étude relative à différentes photopériodes (8h / 16h ; 12h / 12h ; 16h / 8h), seules deux températures sont testées : 20°C et 25°C. La nourriture est distribuée ad libitum.

3. Composition des lots d'animaux étudiés et mesures effectuées.

L'évolution de la croissance des Limnées est suivie grâce à des mesures de la hauteur (H) de leur coquille effectuées tous les 14 jours, à l'aide d'un comparateur "T.G.M." précis à 0,05 mm. Cette étude s'étend sur 10,5 mois à ce jour. Au début de l'expérience, les divers lots d'animaux doivent être identiques afin de constituer des échantillons d'une même population. Pour cela, à l'aide du test t de Student, nous vérifions qu'il n'existe pas de différence significative entre les divers lots.

RESULTATS.

1. Influence de la température sur la croissance.

Nous notons, tout d'abord, que la vitesse de croissance de *Lymnaea peregra* augmente avec la température de l'eau et que l'hétérogénéité des hauteurs, qui s'accentue avec l'âge des individus, croît également avec la vitesse de croissance (Fig. 2).

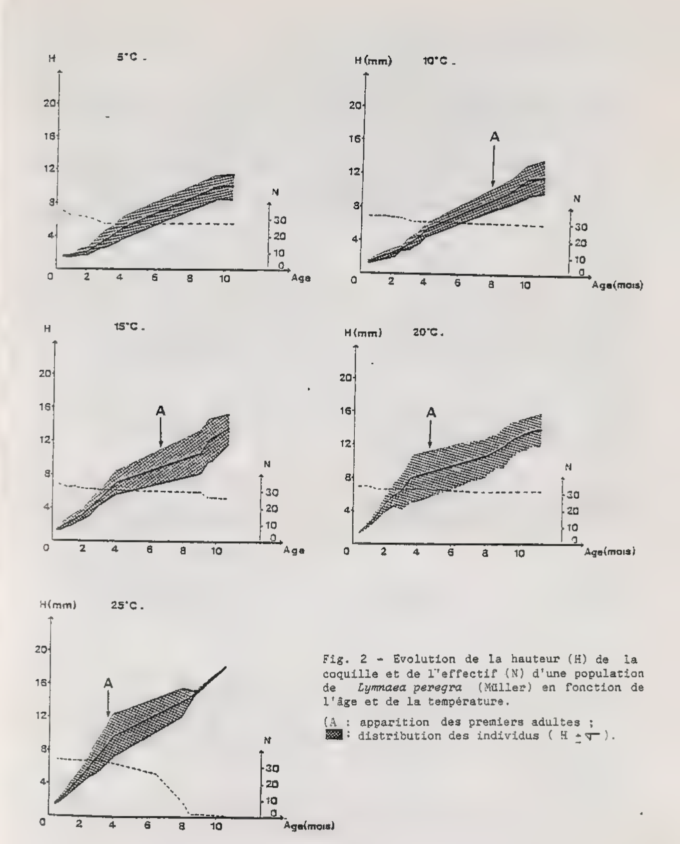


Fig. 2 - Evolution de la hauteur (H) de la coquille et de l'effectif (N) d'une population de *Lymnaea peregra* (Müller) en fonction de l'âge et de la température.

(A : apparition des premiers adultes ;
▓ : distribution des individus ($H \pm \sigma$).

Pour le lot placé à 5°C, la mortalité, très importante, en début d'expérience, se stabilise par la suite. Par contre, à 25°C, à partir de l'âge de 7 mois, une mortalité quasi-totale est enregistrée puisqu'il ne reste plus qu'un seul individu sur les 35 mis initialement en expérience, ceci est peut-être à mettre en parallèle avec le fait que les Limnées devenues adultes plus vite voient leur longévité diminuer d'autant. Nous constatons

en effet, que les premiers adultes sont obtenus à l'âge de :

3,5 mois pour une température de 25°C,
5,5 mois pour une température de 20°C,
6,5 mois pour une température de 15°C,
9 mois pour une température de 10°C.

A 5°C, les individus âgés de 10,5 mois ne sont pas encore adultes.

Il est possible de suivre l'évolution de la distribution des individus selon la hauteur de leur coquille en fonction de la température et cela à des âges différents (Fig.3). Nous considérons que nous avons les premiers adultes lorsque nous récoltons les premières pontes.

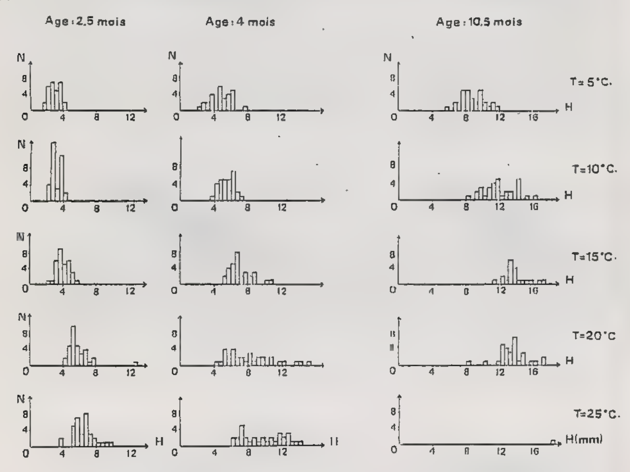


Fig. 3 - Structures des populations de *Lymnaea peregra* (Müller) étudiées en fonction de la température et selon l'âge des individus; (N initial : 35 individus).

A partir de lots de Limnées de tailles initialement identiques, on voit apparaître progressivement des différences de croissance. A l'âge de 2,5 mois, se différencient trois groupes distincts correspondant aux températures de 5° - 10°C ; 15°C ; 20° - 25°C et pour lesquels nous enregistrons respectivement des hauteurs (H) moyennes de la coquille de : 2,97 mm - 3,10 mm ; 4,07 mm ; 5,87 mm - 5,97 mm, valeurs présentant des différences hautement significatives (Tabl. I).

A l'âge de 4 mois, les trois groupes de Limnées correspondant à 3 gammes de températures persistent. Par contre, à 10,5 mois, les tailles des individus placés à 15°C et 20°C

sont voisines, alors que pour les autres lots, les vitesses de croissance sont très différentes entre elles (test t : P<0,001).

Tableau I - Valeurs du test t de Student expérimental et seuils de signification pour la comparaison de la croissance des divers lots de *Lymnaea peregra* (Mül.) soumis à différentes températures, en fonction de l'âge (N = 35 ; NS = non significatif , * : P< 0,05 ; ** : P< 0,01 ; *** : P< 0,001).

Age	Températures comparées				
	5°C/10°C	5°C/15°C	5°C/20°C	5°C/25°C	10°C/15°C
2,5 mois	1,06 NS	6,12 ***	10,20 ***	11,72 ***	7,02 ***
4 mois	1,90 NS	6,33 ***	5,93 ***	10,55 **	5,77 ***
10,5 mois	6,89 ***	11,76 ***	11,62 ***	35,79 ***	3,96 *

Age	10°C/20°C	10°C/25°C	15°C/20°C	15°C/25°C	20°C/25°C
2,5 mois	10,64 ***	12,54 ***	6,25 ***	7,30 ***	0,29 NS
4 mois	5,27 ***	9,22 ***	1,90 *	5,45 ***	2,71 **
10,5 mois	4,10 ***	10,12 ***	0,24 NS	13,25 ***	12,24 ***

2. **Influence de la photopériode sur la croissance.**

a) Pour une température de 20°C.

On note qu'à 20°C, le démarrage de la croissance est plus rapide lorsque la durée de la photophase est courte (Fig. 4). Ainsi, à l'âge de 2,5 mois, les Limnées ont une hauteur de coquille (H) de : 8,93 mm pour une photopériode de 8h / 16h ; 8,22 mm pour 12h / 12h ; 5,87 mm pour 16h / 8h.

L'effet négatif d'une longue photophase persiste et s'accentue même à mesure que les animaux vieillissent. Ainsi, à l'âge de 10,5 mois, les tailles sont respectivement de 16,38 mm pour une photopériode de 8h / 16h ; 19,20 mm pour 12h / 12h ; 13,92mm pour 16h/8h. De plus, les différences de tailles des lots soumis à une courte (8h) ou moyenne (12h) photophase ne sont pas significatives (Tabl. II). Il est donc possible d'affirmer que chez *Lymnaea peregra*, à 20°C, une longue photophase a un effet négatif sur la croissance, alors qu'une courte photophase provoque le phénomène inverse, les premiers adultes sont obtenus vers l'âge de 5 mois quelle que soit la photopériode et la mortalité est relativement faible (Fig. 4).

b) Pour une température de 25°C.

Les Limnées présentent jusqu'à l'âge de 4 mois une croissance légèrement meilleure pour une photophase moyenne (12h), tandis qu'elle est identique pour une courte et une longue photophase. Par contre, à l'âge de 10,5 mois, le phénomène se modifie, c'est une photopériode

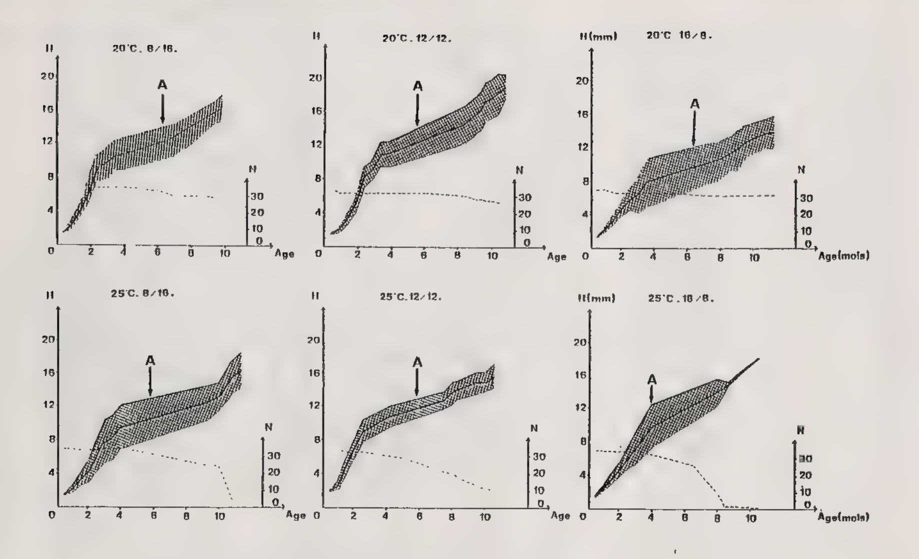


Fig. 4 - Evolution de la hauteur (H) de la coquille et de l'effectif (N) d'une population de *Lymnaea peregra* (Müller) en fonction de l'âge et de la photopériode, pour des températures de 20°C et 25°C.
(A : apparition des premiers adultes ; ▩ : distribution des individus (H $\pm\sigma$).

de 16h / 8h qui favorise très nettement la vitesse de croissance. Les premiers adultes sont obtenus dès l'âge de 3,5 mois, sous une longue photophase (16h) et la mortalité est beaucoup plus importante qu'à 20°C, puisqu'elle oscille entre 34 et 95 % en fin d'expérience (Fig. 4).

Tableau II - Valeurs du test t de Student expérimental et seuils de signification pour la comparaison de la croissance des divers lots de *Lymnaea peregra* (Müller) soumis à diverses photopériodes et à deux températures (20°C et 25°C) en fonction de l'âge des individus.
(N : 35 ; NS = non significatif ; * $P<0,05$; ** : $P<0,01$; ***: $P<0,001$).

Température	20°C			25°C		
Photophases comparées / Age	8h/12h	8h/16h	12h/16h	8h/12h	8h/16h	12h/16h
2,5 mois	* 2,10	*** 8,48	*** 6,92	*** 6,79	NS 0,24	*** 9,76
4 mois	NS 0,96	*** 4,32	*** 5,22	* 2,16	NS 0,50	NS 1,50
10,5 mois	NS 0,66	*** 5,11	*** 11,29	NS 0,54	NS 1,67	*** 5,03

DISCUSSION.

Nous notons tout d'abord que chez *Lymnaea peregra* (Müller), plus la température est basse et plus la croissance est lente. Ces observations rejoignent celles concernant plusieurs Lymnaeidés. COLTON, 1908 sur *Lymnaea columella* (Say) et plus récemment HODASI (1976), et KRKAC (1976), respectivement sur *Lymnaea truncatula* (Müller) et *L. peregra* constatent en effet une croissance rapide pendant les deux premiers mois pour des températures élevées (de 25° à 30°C) suivie d'un ralentissement.

Les croissances moins importantes que nous observons à 5°C et 10°C pourraient être dues à une sorte de stress thermal. PARASHAR et RAO (1985) expliquent par ce phénomène les faibles croissances de *Indoplanorbis exustus* à 5°, 10° et 45°C.

A 25°C, la croissance rapide semble se faire au détriment de la survie, comme l'a également constaté KRKAC (1976) avec *Lymnaea peregra* , à partir de 6,5 mois pour une température de 29,8°C. Cette mortalité peut être aussi une conséquence du stress thermal.

Les individus mis en expérience reçoivent de l'énergie par la lumière, la température et la nourriture. Cette énergie est utilisée pour les synthèses, la sécrétion, les transformations, les déplacements et donc pour réagir à une excitation physique ou chimique. Ces existations peuvent être aussi des agressions. Ainsi, il est possible que les températures de 5°, 10° et 25°C provoquent un stress. L'impact des deux premières températures serait dû au fait que le froid retarde le taux de combinaisons chimiques et freine ainsi le phénomène physiologique qu'est la croissance. Les températures de 15° et 20° C paraissent suffisantes pour activer les réactions chimiques qui deviennent alors plus rapides. A 25°C, la mortalité observée peut être causée par l'absence d'un processus de résistance à long terme à une température dépassant, même de peu, la température optimale de développement.

Le retard de croissance que nous observons chez les jeunes élevés à 15°C, par rapport à ceux de 20°C, est annulé à 8 mois et les individus placés à 15° et à 20°C évoluent ensuite de la même façon. Nous voyons que les différentes conditions thermiques auxquelles sont soumis, à l'âge de 10 jours, des individus d'une même population provoquent des réponses différentes, se traduisant par des vitesses de croissance plus ou moins élevées. Puis un certain rétablissement s'effectue et une sorte de compensation a lieu si les paramètres ne diffèrent pas trop. Les Limnees pourraient donc avoir une certaine plasticité. EL.EMAN et MADSEN (1982) font état, chez le Planorbe *Biomphalaria alexandrina* (Ehrenberg) de la disparition au bout de 16 semaines des différences de croissance existant entre les individus élevés à 18°C, 26°C et 28°C. CALOW (1973) observe ce processus de compensation chez *Planorbis contortus* (L.). VAUGH (1953) constate que *Lymnaea stagnalis* effectue un réajustement : les individus placés à 24° et 28°C subissent une baisse de leur taux de croissance alors que dans le même temps celui des Limnées élevées à 15° et 20°C augmente. Ce réajustement que nous constatons entre les lots à 15° et 20°C peut être dû au fait qu'à 20°C, les Limnées sont tout de suite soumises à des conditions thermiques favorables, permettant une croissance rapide des jeunes, alors qu'à 15°C, il faut un certain délai pour que ces conditions soient suffisamment favorables pour amorcer la compensation du retard.

Les besoins des individus ne semblent pas être les mêmes à tous les âges et les réactions varient selon l'âge. Il est donc indispensable de considérer la dynamique des facteurs. On sait par exemple que la tolérance à 36°C est plus grande au printemps que l'été et que les jeunes ont une tolérance moins grande que les adultes, vis-à-vis de cette température, mais plus importante que les post-reproducteurs. (SKOOG, 1976 sur *Lymnaea peregra*).

En ce qui concerne l'action de la photopériode, de précédentes expériences ont été effectuées à une température de 20°C sur *Lymnaea columella* et *Lymnaea stagnalis*. Ainsi, COLTON (1908) pense que la photopériode est de moindre importance par rapport aux autres facteurs externes, mais constate que l'obscurité totale nuit à la croissance. BOHLKEN et JOSSE (1982) obtiennent au bout de 6 mois une croissance optimale de *L. stagnalis* pour des photophases moyennes et font ressortir l'effet négatif des longues photophases. SEUGE et BLUZAT (1982) suivent la croissance de cette même espèce sur 14 mois et testent des photophases de 7h et 16h. Ils observent également un effet négatif des longues photophases. Ces résultats correspondent à ceux que nous avons chez *Lymnaea peregra* puisque la croissance de ces individus est maximale sous des photophases inférieures ou égales à 12 heures.

Au contraire, à 25°C, si à 2,5 mois ce sont les moyennes photophases qui sont les plus favorables, par contre à 10,5 mois, ce sont les individus placés sous une longue photophase qui présentent la meilleure croissance. Ces variations dans l'action de la photopériode sur la croissance pourraient s'expliquer par une action en synergie de la température et de la photopériode.

A 25°C, nous notons, tant au niveau de l'action de la température qu'au niveau de l'action de la photopériode, une mortalité importante à partir de 7 mois. Le fait que ceci se produise dans chacun des lots expérimentés et quelle que soit la photopériode, nous amène à écarter le seul fait du hasard ou de l'accident. Cette mortalité provoque une baisse de la densité. CRABB (1929) montre qu'une faible densité favorise la croissance. Ceci peut donc contribuer à la bonne croissance des individus placés à 25°C. Toutefois, les Limnées élevées à une température de 20°C et une photopériode de 12h / 12h sont en moyenne d'une taille

supérieure à celle de tous les lots mis à 25°C bien que l'effectif soit plus important. La densité à elle seule ne peut donc pas expliquer la différence de taille. Il semble donc que ce soit principalement l'action synergique de la température et de la photopériode qui soit responsable de la vitesse de croissance.

Pour chaque lot, l'hétérogénéité au niveau de la taille des Limnées augmente avec l'âge. Pour les lots à croissance plus forte, ce phénomène apparaît plus tôt. Ceci indique que les réactions à un même type de condition sont variées. La variabilité individuelle apparaît très importante et peut être due à des différences au niveau du métabolisme et/ou avoir une part génétique.

L'action négative des longues photophases sur la croissance (à 20°C) de *L. peregra* est due, comme le soulignent BOHLKEN et JOOSSE (1982) à l'antagonisme existant entre la reproduction et la croissance. La stimulation de la reproduction et la diminution de la croissance ont lieu sous longues photophases. En effet, dans ces conditions l'activité métabolique est principalement consacrée au système reproducteur femelle.

CONCLUSION.

Cette étude met en évidence le fait que la croissance de *Lymnaea peregra* est perturbée par la température et par la durée de l'éclairement. La croissance est maximale à 25°C, mais semble se produire au détriment de la survie. A 20°C, les Limnées croissent plus vite qu'à 15°C mais à long terme les hauteurs moyennes de ces deux lots avoisinent une valeur de 14,00mm au bout de 10,5 mois tandis qu'à 5° et 10°C, les individus mesurent en moyenne respectivement 88,73 mm et 11,85 mm. A 20° et 25°C, la photopériode n'agit pas ici de la même façon, mais peut-être s'agit-il d'un artefact ou d'une action en synergie de la température et de la photopériode. Dans les deux cas, nous notons que les moyennes et courtes photophases agissent de façons tout à fait comparables. Les conditions optimales de croissance sont donc une température de 20°C et une photophase inférieure ou égale à 12 heures.

Ceci nous montre bien que pour une meilleure compréhension des phénomènes naturels, ce ne sont pas les facteurs un à un qu'il faut considérer mais bien des combinaisons de facteurs. Il sera de plus, indispensable de suivre l'impact de leurs fluctuations, de leur périodicité afin de mieux comprendre l'évolution des populations en milieu naturel. En effet, de ces processus physiologiques que sont la croissance et la reproduction, dépendent entre autres le cycle de vie, la densité, les variations entre population selon leur répartition géographique.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BOHLKEN, S. et JOOSSE, J., 1982.- The effect of photoperiod on female reproductive activity and growth of the freshwater pulmonate snail Lymnaea stagnalis kept under laboratory breeding conditions. Int. J. Invertebr. Reprod., 4, 213-222.

CALOW, P., 1973.- On the regulatory nature of individual growth : some observations from freshwater snails. J. Zool., 170, 415-428.

COLTON, H.S., 1908.- Some effects of environment on the growth of Lymnaea columella Say. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 60, 410-448.

CRABB, E.D., 1929.- Growth of a pond snail, Lymnaea stagnalis apressa as indicated by increase in shell-size. Biol. bull., 56, 41-63.

EL-EMAN, M.A. et MADSEN, H., 1982.- The effect of temperature darkness, starvation and various food types on growth, survival and reproduction of Helisoma duryi, Biomphalaria alexandrina and Bulinus truncatus (Gastropoda : Planorbiidae). Hydrobiologia, 88, 265-275.

GERMAIN, L., 1931.- Faune de France. Mollusques terrestres et fluviatiles. T. 21 et 22, Lechevalier, Ed., Paris, 893 p.

GRASSE, P.P., 1968.- Traité de Zoologie, T.V, Fasc.III, Masson Ed., Paris.

HODASI, J.K.M., 1976.- The effects of low temperature on Lymnaea truncatula . Z. Parasitenkde, 48, 3-4 : 281-286.

HOGG, J., 1854.- Observations on the development and growth of the water snail Lymnaeus stagnalis. Quart. Journ. Mic. Sci., 2, 91.

KRKAC, N., 1976.- Dynamic of population and the cycle of reproductive and neurosecretory activity of the species Radix peregra of Müller under diverse thermic conditions. II : Laboratory investigations of parameters significant for the dynamic of the population. Bull. Sci. Cons. Acad., Yougosl., 21, 3-6 : 76-77.

PARASHAR, B.D. et RAO, K.H., 1985.- Effects of temperature on growth, reproduction and survival of freshawater snail, Indoplanorbis exustus (Gastropoda : Pulmonata, Vector of Schistosomiasis. Arch. Hydrobiol., 02, 3 : 379-386.

SEUGE, J. et BLUZAT, R., 1982.- Effets des conditions d'éclairement sur la croissance de Lymnaea stagnalis. Malacologia, 23, 2 : 321-331.

SKOOG, G., 1976.- Effects of acclimatization and physiological state on the tolerance to high temperatures and reaction to dessication of Theodoxus fluviatilis and Lymnaea peregra. Oikos, Danm., 27, 1 : 50-56.

TREMOLIERES, J., 1967.- Biologie générale : Physiologie cellulaire. Dunod Ed.,Paris, 399 p.

VAUGHN, C.M., 1953.- Effects of temperature on hatching and growth of Lymnaea stagnalis apressa . Amer. Midl. Nat., 49, 214-228.

VIANEY-LIAUD, M., 1982.- Effets des hautes températures sur la reproduction de Biomphalaria glabrata. Malacologia, 22, 1-2 : 159-165.

HALIOTIS, 16 (1987) : 41 - 46

VARIATIONS GEOGRAPHIQUES DE LA TAILLE DES COQUILLES DANS LES POPULATIONS MIXTES DE CEPAEA HORTENSIS ET DE CEPAEA NEMORALIS EN FRANCE

par
Marie-Anne GUERRUCCI
Laboratoire de Zoologie,E.N-S. 46 rue d'Ulm 75005 PARIS.

ABSTRACT : GEOGRAPHIC VARIATIONS OF SHELL SIZE IN MIXED POPULATIONS OF CEPAEA HORTENSIS AND CEPAEA NEMORALIS IN FRANCE.

Comparison of mean shell size of the land-snails *Cepaea nemoralis* and *Cepaea hortensis* from mixed populations living in different regions of France shows that variations of shell size are related to environmental factors. However, the large increase of *C.nemoralis* size in the Pyrenées shows clearly the importance of specific genetic factors.

RESUME :

La comparaison de la taille moyenne des coquilles de *Cepaea nemoralis* et de *Cepaea hortensis* vivant dans des colonies mixtes provenant de diverses régions de France montre que les variations de la dimension des coquilles dépendent en grande partie des facteurs du milieu. L'importante augmentation de la taille des *C.nemoralis*, indépendament de celle des *C.hortensis*, en Charentes et surtout dans les Pyrénées, met toutefois en évidence l'intervention de facteurs génétiques spécifiques.

key words : Cepaea, biometry, shell, local races, ecological factors, genetic factors.

mots clefs : Cepaea, biométrie, coquille, races locales, action du milieu, facteurs génétiques.

INTRODUCTION

La taille de la coquille des individus adultes des espèces *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*,qui peut être définie par le plus grand diamètre de la dernière spire (Figure 1), varie d'un individu à l'autre dans des proportions importantes. Chez *C.hortensis* les mesures s'inscrivent entre 13 et 24 mm autour d'une moyenne de 19,5 mm tandis que les *C.nemoralis*, plus grands en moyenne, ont une taille comprise entre 18,2 et 32 mm.Au sein d'une même population, en revanche, les écarts de taille entre les plus grandes et les plus petites coquilles ne dépassent pas, dans la majorité des cas, 4 ou 5 mm (Tableau I). La majeure partie de la diversité des valeurs observées résulte en effet d'importantes différences entre populations, et tout particulièrement entre des populations provenant de régions différentes. Ainsi, chez *C.hortensis*, les valeurs moyennes du grand diamètre des coquilles provenant d'une population vont de 17,3 mm en Bretagne à 22 mm dans les Pyrénées. Les écarts sont bien plus importants encore chez

TABLEAU I - Distribution de la taille des coquilles de Cepaea dans quelques populations mixtes provenant de diverses régions de France.

TAILLE en mm	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
C.hortensis														
OISE														
2830			8	13	8	2	1							
2831		3	20	12	8									
2834	2	12	36	11	3									
INDRE ET L.														
2867				9	19	22	1	1						
ESSONNE														
2810		11	17	7	5									
2836		1		4	17	9	2							
2837	1	5	9	9		1								
6625		5	29	15	1									
AUBE														
4152		1	11	13	12	3	1							
4153			4	17	19	16								
4154			7	16	18	9	1							
4211			3	12	15	9	4							
M.CENTRAL														
4081		3	10	7	5									
4082			10	4	1									
4087		4	9	7	1									
PYRENEES														
6101		1	1	13	24	6	3	1						
6102		1	4	9	6	2								
331		5	1	4	2	2								
334		1	3	23	7	1								
1433				4	12	14	4							
1452			2	7	8	2								
C.nemoralis														
OISE														
2830					3	11	19	14						
2831					17	13	11							
2834				4	12	7	1							
INDRE ET L.														
2867						2	1	5	5	4	1			
ESSONNE														
2810				2	8	12	6							
2836						4	3	3	6	2	1			
2837				3	9	5	6	3	1					
6625				1	15	22	9	1						
AUBE														
4152						2	6	5	4	1	1			
4153						1	13	17	11	2				
4154							6	6	4	2	2			
4211c					1	3	5	4	8					
M.CENTRAL														
4081					1	11	2	1						
4082					1	7	10	5		1				
4087					3	8	5	2	2					
PYRENEES														
6101							1	6	15	15	17	5		
6102										5	14	11	12	5
331										3	5	14	10	7
334							9	8	16	6	4	1		
-1433						1	5	9	20	12	5			
1452								1	5	11	14	11	5	



Figure 1. Mesure du plus grand diamètre de la coquille de *Cepaea*.

C.nemoralis puisque la taille moyenne y passe de 19,5 mm en Bretagne à 28,8 mm dans certaines populations des Pyrénées.

Caractère à déterminisme polygénique dont l'héritabilité a été estimée à 60% chez *C.nemoralis* (Cook 1967), la taille demeure fortement dépendante du milieu.Oosterhoff (1977) a ainsi montré à partir de *C.nemoralis* élevés en laboratoire que des facteurs abiotiques tels que la température, l'humidité, la lumière et le taux de calcium du milieu influencent fortement la vitesse de croissance des individus mais que celle-ci est également liée négativement à la densité de la population.Ces travaux suggèrent également que la taille moyenne des animaux adultes est corrélée avec la vitesse de croissance moyenne des jeunes,donc vraisemblablement soumise aux variations de ces facteurs.

Les composantes du milieu étant rarement semblables d'une colonie à l'autre,l'importance relative de l'action directe des facteurs externes et des facteurs génétiques sur la taille d'animaux vivant dans les conditions naturelles demeure difficile à estimer .Cependant, lorsque les deux espèces *C.nemoralis* et *C.hortensis* cohabitent dans une même colonie, elles sont soumises globalement aux mêmes conditions dont l'influence peut alors être estimée par les variations de la taille moyenne relative de coquilles de *C.nemoralis* et de *C.hortensis* appartenant à des colonies mixtes issues de différentes localités.

MATERIEL ET METHODES

Les espèces *C.nemoralis* et *C.hortensis* sont largement distribuées en France et des prélèvement ont pu être effectués dans des colonies mixtes peuplant des localités à caractéristiques écologiques variées.

Tous les individus juvenilles ont été éliminés de ces prélèvements. Ce tris est effectué en prenant comme critère l'aspect de l'ouverture de la coquille: lors du passage à l'état adulte le peristome s'ourle légèrement et s'épaissit surtout dans sa partie basale et le bord columellaire recouvre totalement l'ombilic.

Les espèces ont été séparées soit en prenant comme critère la coloration du péristome qui est généralement brun chez *C.nemoralis* et blanc chez *C.hortensis* soit en s'appuyant sur la morphologie de l'appareil génital lorsque l'identification par le seul phénotype de la coquille s'avérait peu sûre .

Les coquilles provenant de 140 échantillons comportant au minimum 30 individus de chaque espèce ont été mesurées et les valeurs moyennes obtenues ont été reportées dans le diagramme de la figure 2.

RESULTATS

On constate que les données correspondant aux diverses régions forment des nuages de points plus ou moins imbriqués, à l'exception de celles des populations des Pyrénées et particulièrement de la vallée de l'Ariège, qui se détachent de l'ensemble des autres valeurs et apparaîssent très dispersées. Au total l'ensemble des données montre que la taille moyenne des coquilles de *C.hortensis* s'accroit parallèlement, et de manière hautement significative ($P<.001$), à celle des co-

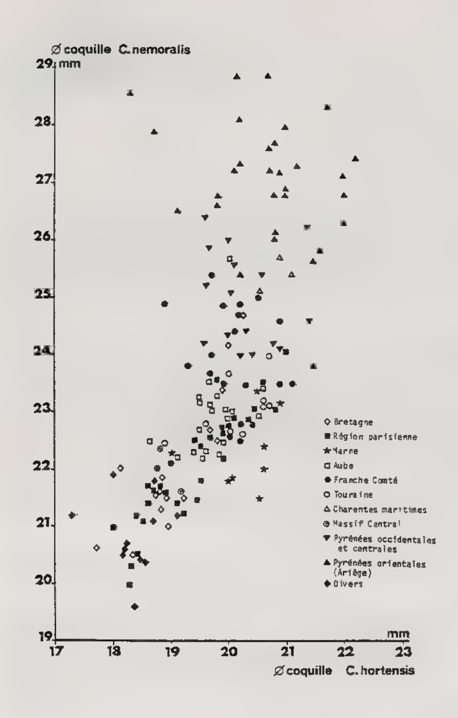


Figure 2. Relation entre la taille moyenne des coquilles de *C.nemoralis* et de *C.hortensis* provenant de colonies mixtes issues de différentes régions de France.

quilles de *C.nemoralis*, depuis les valeurs respectives de 172 et 196 mm jusqu'à 210 et 250 mm. Au delà de ces valeurs la courbe s'infléchit et aucune corrélation n'apparaît plus entre les tailles des deux espèces. En effet dans les populations des départements du Doubs, des Charentes maritimes et surtout dans la région des Pyrénées, seule la taille moyenne des *C.nemoralis* continue à s'accroître jusqu'à atteindre en Ariège, avec 28,8 mm, une valeur supérieure de 50% à celle observée dans certaines populations de Bretagne; *C.hortensis* semble en revanche avoir atteint dans ces régions sa dimension maximale : la taille des coquilles de cette espèce diminue même dans certaines populations d'altitude pour rejoindre celle des individus rencontrés dans la région parisienne et en Bretagne.

DISCUSSION-CONCLUSION

L'augmentation parallèle de la taille moyenne des coquilles de deux espèces jumelles, mais génétiquement distinctes, soumises aux mêmes facteurs externes témoigne incontestablement d'un effet du milieu.La variation de la taille de la coquille a d'ailleurs déjà été mise en relation chez *C.hortensis* avec la richesse en calcaire du sol (Tableau II). Les coquilles provenant de régions à sol granitique, gréseux ou volcaniques comme la Bretagne ,le Massif Central et certains secteurs de la région parisienne sont significativement plus petites que celles originaires de régions ayant un sol calcaire comme la Marne ou la Touraine. Les *C.nemoralis* sont encore plus dépendants de ce facteur (Lamotte, 1951).En revanche la densité de la population ,plus difficile à apprécier, est certainement de moindre importance dans les populations naturelles car elle s'accroit elle même avec a teneur en calcaire du sol comme le montre le tableau III : les petits échantillons ,qui sont recueillis dans des populations de faible densité, sont nettement plus fréquents dans les régions où le sol est pauvre en calcaire.

TABLEAU II - Comparaison de la taille moyenne des coquilles d'animaux provenant de milieux tres calcaires (G1). contenant du calcaire (G2) et depourvus de calcaire (G3).*

Nature du sol	Nombre de coquilles mesurées	Taille moyenne (en mm)	Estimation de la variance de la moyenne	Résultat du test de comparaison multiple (= 3.09 au seuil de 1p. cent)
G1	4 712	19.8	$10,5 \cdot 10^{-4}$	ε= 0,28 ε=28,39
G2	7 254	19.8	$8.8 \cdot 10^{-4}$	G1 G2 G3
G3	1 108	18.6	$28,0 \cdot 10^{-4}$	ε= 28,87

N.B. Deux lettres indicées réunies par un trait ne diffèrent pas significativement au seuil de 1p. cent.
*Guerrucci 1978

TABLEAU III - Variations de l'effectif des échantillons avec la nature du sol.*

Nature du sol	Fréquence des échantillons d'effectif inférieur à 100 individus		Fréquence des échantillons d'effectif compris entre 100 et 250 individus		Fréquence des échantillons d'effectif supérieur à 250 individus	
	fréquence absolue	fréquence relative	fréquence absolue	fréquence relative	fréquence absolue	fréquence relative
Sol très calcaire	146	40.8	175	48,8	37	10,4
Sol calcaire	219	42.8	223	43.7	70	13,5
Sol dépourvu de calcaire	66	68.7	27	28.2	3	3,1

N.B. Les fréquences relatives sont données en pourcentage.
*Guerrucci 1978

A l'intérieur de chaque région, cependant, la relation entre la taille des coquilles des deux espèces n'est pas linéaire; la dispersion des points observée montre que le milieu n'est pas seul à intervenir et témoigne de l'intervention de facteurs génétiques spécifiques ainsi que de l'interaction entre ces facteurs et les facteurs du milieu.

Si, dans la portion du diagramme correspondant aux plus petites dimensions, les facteurs génétiques n'apparaîssent responsables que d'une faible part de variabilité, l'essentiel revenant au milieu, ils sont, en revanche, vraisemblablement à l'origine de l'augmentation importante de la taille des *C.nemoralis* dans les régions du Doubs, des Charentes et des Pyrénées : là, en effet, seule la taille des coquilles de *C.nemoralis* continue d'augmenter jusqu'à atteindre en Ariège des valeurs tellement supérieures à celles trouvées communément que l'on peut considérer qu'il s'agit d'une race locale particulière, ce que confirme l'abondance des péristomes blancs toujours très rares ailleurs (Lamotte, 1951).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

COOK,L.M.,1967,The genetics of *Cepaea nemoralis* .Heredity,22:397-417.

GUERRUCCI,M.A.,1978,Le polymorphisme dans les populations naturelles de *Cepaea hortensis(M.)* : étude des facteurs de diversité et de maintien du polymorphisme.Publications du laboratoire de Zoologie de l'Ecole Nationale Supérieure,13:1-218.

LAMOTTE,M.,1951,Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L).Bulletin Biologique France, supplément 35:1-239.

OOSTERHOFF,L.M.,1977,Variation in growth rate as an ecological factor in the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.).E.J.Brill,Leiden:1-131.

HALIOTIS, 16 (1987) : 47 - 55

ETUDE PRELIMINAIRE DU ROLE DE LA PHOTOPERIODE SUR L'HIBERNATION DE JEUNES ESCARGOTS PETITS-GRIS (*HELIX ASPERSA*, Müller).

(Mollusque, Gastéropode, Pulmoné, Stylommatophore)

par

Pierrick AUPINEL
Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA)
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu
Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT : PRELIMINARY STUDY ON THE INFLUENCE OF THE PHOTOPERIOD ON THE HIBERNATION OF YOUNG BROWN GARDEN SNAILS , *HELIX ASPERSA* (Müller). *(Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora)*.

The hibernation of young snails of Helix aspersa (Müller) does not appear to be a simple quiescence induced by cold. The behaviour of the snails is influenced by the photoperiod at low temperatures. Snails reared under short light periods appear to enter hibernation more easily than those reared under long periods of light. However, a difference was also noticed between hibernation induced under experimental conditions with that induced in nature. In fact, in the second case, even after four months hibernation, the snails do not recover their activity and a high mortality was noted. After this study one can ask whether constant and variable photoperiods induce the same phenomenon.

Key words : Hibernation, Photoperiod, Helix aspersa.

RESUME : L'hibernation chez de jeunes escargots Helix aspersa (Müller) ne constitue pas une simple quiescence induite par le froid. La photopériode influence le comportement de l'escargot vis-à-vis des basses températures. C'est ainsi que des individus élevés sous de courtes photophases semblent entrer plus facilement en hibernation que des escargots élevés sous de longues photophases. Néanmoins, on enregistre également une différence entre une hibernation induite en conditions expérimentales et une hibernation induite en milieu naturel. En effet, dans le second cas, même après 4 mois d'hibernation, les escargots ne reprennent pas leur activité et on note une forte mortalité. A la suite de cette étude, on peut donc se demander si les photopériodes constantes et variables induisent le même phénomène.

Mots clés : Hibernation, Photopériode, Helix aspersa.

INTRODUCTION.

Le cycle biologique des Gastéropodes terrestres vivant en milieu tempéré est caractérisé par une variation rythmique de l'activité annuelle. La période d'activité durant laquelle ont lieu la croissance et la reproduction coïncide avec les mois les plus chauds de l'année. Pendant la période hivernale, les animaux entrent dans une léthargie s'accompagnant d'une diminution notable de toute activité métabolique. On a longtemps pensé que l'hibernation, chez les Gastéropodes terrestres, était un phénomène induit par le froid. Or, des observations sur plusieurs années montrent que l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) subit une hibernation d'une durée constante de 6 mois, pendant la même période, malgré les variations climatiques annuelles (BAILEY, 1981). Cette simple observation permet de supposer que l'hibernation chez l'escargot est induite, en partie ou non, par un facteur rythmique annuel et régulier. Le seul facteur naturel répondant à ces caractéristiques et directement perceptible par tout organisme vivant à la surface de la terre est la photopériode.

MATERIEL ET METHODES.

1. Enceinte d'élevage.

Les enceintes utilisées pour élever les jeunes escargots sont celles préconisées par DAGUZAN (1982). Elles sont en bois et leur plafond est constitué d'un grillage à mailles très fines permettant la diffusion de la lumière et une bonne aération. Le fond est composé d'une plaque de polystyrène recouverte d'une mousse synthétique et d'un tissu polyester imbibés d'eau. Une mangeoire plastique contenant un aliment composé pour escargots est placée à l'intérieur de chaque enceinte.

2. Matériel utilisé pour l'étude sous différentes photopériodes.

Afin de réaliser une étude simultanée sous différentes photopériodes, nous avons construit deux dispositifs comprenant chacun six boxes destinés à recevoir les enceintes d'élevage. Chaque box est équipé d'un tube fluorescent d'une puissance de 18 watts programmé par horloge, et dont les ballasts sont placés à l'extérieur afin de minimiser les écarts de température (Fig. 1). L'intérieur de chacun des boxes est peint en noir pour permettre une absorption maximale de la lumière, et le fond est constitué d'une chicane permettant le passage de l'air et non celui de la lumière. Enfin, la porte de chaque box est étanchée à l'aide d'un joint autocollant de néoprène. Ce dispositif permet d'isoler les boxes en phase nocturne de ceux qui sont éclairés. Les deux appareils sont placés dans une cellule climatisée dont les condi- sont les suivantes : 20 ± 2°C ; 95 ± 5 %

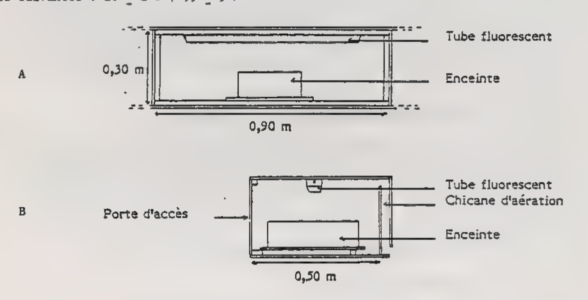


Fig. 1 - Dispositif expérimental.
A : Schéma d'un box ouvert ; B : Coupe transversale d'un box fermé.

3. Cellule d'hibernation.

L'hibernation est réalisée dans une chambre froide. Les escargots destinés à hiberner sont stockés dans leur enceinte d'élevage sans eau ni aliment. Les conditions thermohygrométriques et photopériodiques appliquées en hibernation sont les suivantes : 5 ± 2°C ; 95 ± 5 % Hr.: Photophase P = 6h / Scotophase S = 18h.

4. Protocole expérimental.

Les animaux élevés en bâtiment contrôlé sous photopériodes constantes sont des escargots âgés de 1 jour, issus de parents sauvages s'étant reproduits en bâtiment contrôlé sous

photopériode de 18h de photophase / 6h de scotophase. Ils sont répartis en 8 lots de 100 individus chacun, et élevés durant deux mois sous les photopériodes suivantes : Lot I : LD 3/21; Lot II : LD 6/18 ; Lot III : LD 9/15 ; Lot IV : LD 12/12 ; Lot V : LD 15/9 ; Lot VI : LD 18/6; Lot VII : LD 21/3 ; Lot VIII : LD 24/0.

Durant cette phase, les escargots sont pesés individuellement à l'aide d'une balance "Mettler" en mg en début d'expérience, puis à l'âge de 1 et de 2 mois. Les pesées et les soins sont réalisés pendant les phases d'éclairement de tous les boxes. A chaque pesée, on note le nombre d'escargots morts.Les escargots sont placés ensuite en chambre froide à 5°C, puis sont observés tous les jours à la même heure. On note ainsi trois types d'activité :

* Les escargots actifs qui se déplacent ;
* Les escargots épiphragmés ou collés sur les parois de l'enceinte au niveau de leur péristome ;
* Les escargots non actifs, mais non collés par leur péristome.

Après 4 mois d'hibernation, les 8 lots sont remis en cellule d'élevage dans les conditions suivantes : 20 ± 2°C ; 85 ± 5 % Hr ; Photophase P : 18h / Scotophase S : 6h. De la même façon, l'activité est notée quotidiennement et les escargots sont pesés et comptés tous les mois.

Parallèlement à cette expérience, des jeunes escargots nés en parcs extérieurs au mois de juillet et issus de parents nés eux-mêmes en bâtiment contrôlé en mars de la même annee sont récoltés au début du mois de septembre puis répartis en " 4 lots " destinés à subir des hibernations en chambre froide de durées différentes : Lot A : 1 mois ; Lot B : 2 mois Lot C : 3 mois ; Lot D : 4 mois. A la sortie d'hibernation, chaque lot est trié suivant la taille du grand diamètre (D) de la coquille des animaux. On constitue ainsi de nouveaux lots de 100 individus. A_1 : $D < 10$ mm ; A_2 : $10 \leq D < 15$ mm : A_3 : $D \geq 15$ mm.

Cette méthode permet d'homogénéiser chaque lot et de former des échantillons composés d'individus ayant approximativement le même âge. Les escargots placés en cellule d'élevage (P : 18h / S 6h ; 20°C ; 85 % Hr) sont ensuite pesés individuellement tous les mois.

RESULTATS.

1. **Escargots élevés sous diverses photopériodes en bâtiment contrôlé.**

Quel que soit le lot considéré, on constate durant l'hibernation une nette perte de poids (de l'ordre de 35 %) et une mortalité quasiment nulle. Ce phénomène est probablement dû à une perte en eau, malgré l'hygrométrie relativement élevée qui règne dans les chambres froides (Fig. 2). Toutefois, on constate pour les lots VII et VIII une mortalité respectivement de 5 et de 10 % au cours de l'hibernation. Les poids atteints en fin d'expérience augmentent avec la photophase subie avant l'hibernation. Pour des escargots ayant subi une photophase de 3h, la moyenne pondérale atteinte au bout de 8 mois est de 4,07 ± 0,26 g , alors que pour une photophase de 24h, cette moyenne est de 7,81 ± 0,37 g. Cette constatation est également valable pour les moyennes pondérales atteintes avant hibernation. Ce phénomène traduit une activité métabolique plus intense chez des escargots soumis à de longues photophases. Pour les lots VII et VIII, cette augmentation d'activité peut être également due à une élévation de la température causée par des durées d'éclairement plus longues. En effet, on enregistre dans de telles conditions une élévation thermique d'environ 2°C.

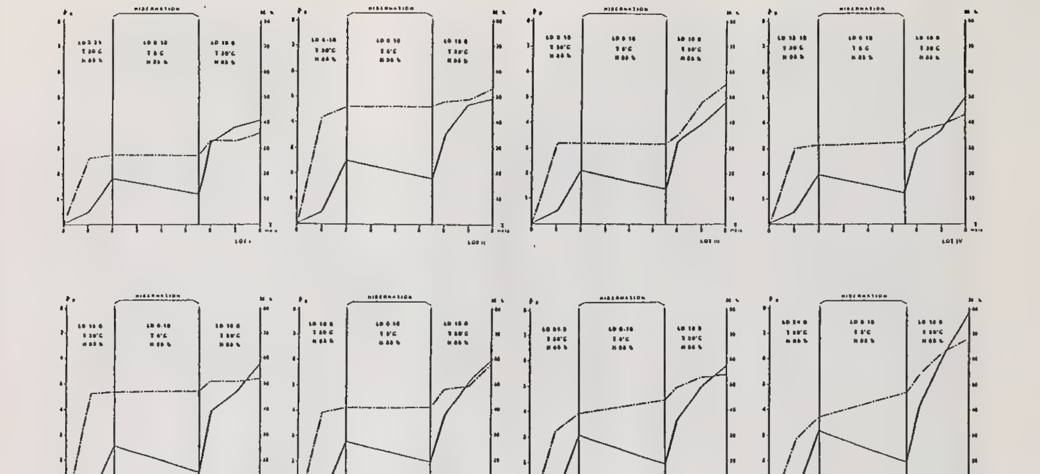


Fig. 2 - Evolution de la moyenne pondérale et de la mortalité chez des escargots élevés sous photopériodes constantes dont la croissance est interrompue par une hibernation artificielle de 4 mois, chaque lot ayant subi auparavant des photopériodes différentes.

MOYENNE PONDERALE

MORTALITE

Si l'on étudie le comportement des escargots vis-à-vis de basses températures et d'une photophase de courte durée (6h) dans un premier temps, on constate que le taux d'animaux collés dès les premiers jours d'observation est nettement supérieur pour les lots I, II, III, et IV, c'est-à-dire pour des escargots ayant été élevés sous des photophases allant de 3 à 12 h (Fig. 3). Au bout de 5 jours d'observation, ces taux sont respectivement de 62, 48, 60 et 49 %. Pour des lots suivants, les premiers escargots collés apparaissent d'une façon générale plus tardivement (au 3ème jour d'observation). A 5 jours, 30 % des escargots sont collés ou épiphragmés pour les lots V et VI, et seulement 22 % et 14 % pour les lots VII et VIII. Le taux d'animaux actifs diminue très rapidement pour les lots I à VI, alors que pour les lots VII et VIII ce taux se maintient à une valeur relativement élevée durant les 10 premiers jours d'observation. La durée nécessaire pour obtenir 100 % d'hibernants, c'est-à-dire épiphragmés ou collés, augmente avec la photophase. Pour les lots I à IV (photophase $\leqslant$ 12h) il faut 10 jours, alors que pour les lots V à VIII (photophase $\geqslant$ 15h), cette durée varie entre 11 et 14 jours.

2. Escargots nés en parcs extérieurs.

Les escargots issus des parcs extérieurs sont placés en hibernation au début du mois de septembre, à un moment où la photopériode est de 14h jour/ 10h nuit. Leur âge varie de deux semaines (D < 10 mm) à 2 mois. Néanmoins, ces données restent imprécises du fait qu'il n'existe pas de méthode fiable pour déterminer l'âge d'un escargot. La mortalité en hibernation est semblable aux résultats précédents, bien que difficile également à chiffrer de façon précise. En effet, du fait de l'hétérogénéité des lots de départ, certains escargots de petite taille ont pu être endommagés lors du ramassage. Cette mortalité a pu être estimée d'une façon globale pour les lots A, B, C et on peut dire qu'elle se situe dans les cas entre 0 et 5 %.

Alors que dans l'expérience précédente, après 4 mois d'hibernation, on constate une reprise de croissance rapide (Fig. 2) et une évolution de la mortalité relativement modérée, ici dans tous les cas la mortalité devient très importante dès le début de l'expérience, alors que la croissance se stabilise à une valeur peu élevée (Fig. 4). Ce phénomène s'accompagne d'une absence d'activité quasi-totale dans les enceintes où les animaux se collent aux parois et cessent de se nourrir. D'autre part, si on compare les résultats obtenus pour les différents lots, on note que tous les escargots quels que soient leur âge et la durée d'hibernation subie, se comportent de façon analogue.

DISCUSSION.

Dans la première expérience, la photopériode semble influencer un certain nombre de phénomènes liés à l'activité métabolique des escargots. Ceci se traduit par une augmentation de la moyenne pondérale et donc de la croissance en relation avec la durée de la photophase. Les escargots élevés sous de longues photopheses se nourrissent plus et sont donc amenés à se déplacer plus souvent. Les activités métabolique et locomotrice sont dans ce cas deux phénomènes probablement liés. Du fait que cette activité est essentiellement nocturne chez l'escargot, nous n'avons pas voulu faire d'observation sur ce paramètre de crainte de perturber les programmes de photopériode établis. Néanmoins, de telles observations à l'aide d'actographes permettraient d'apporter des informations intéressantes à ce sujet. Toutefois, ce degré d'activité plus intense sous longue photophase persiste et se retrouve lors

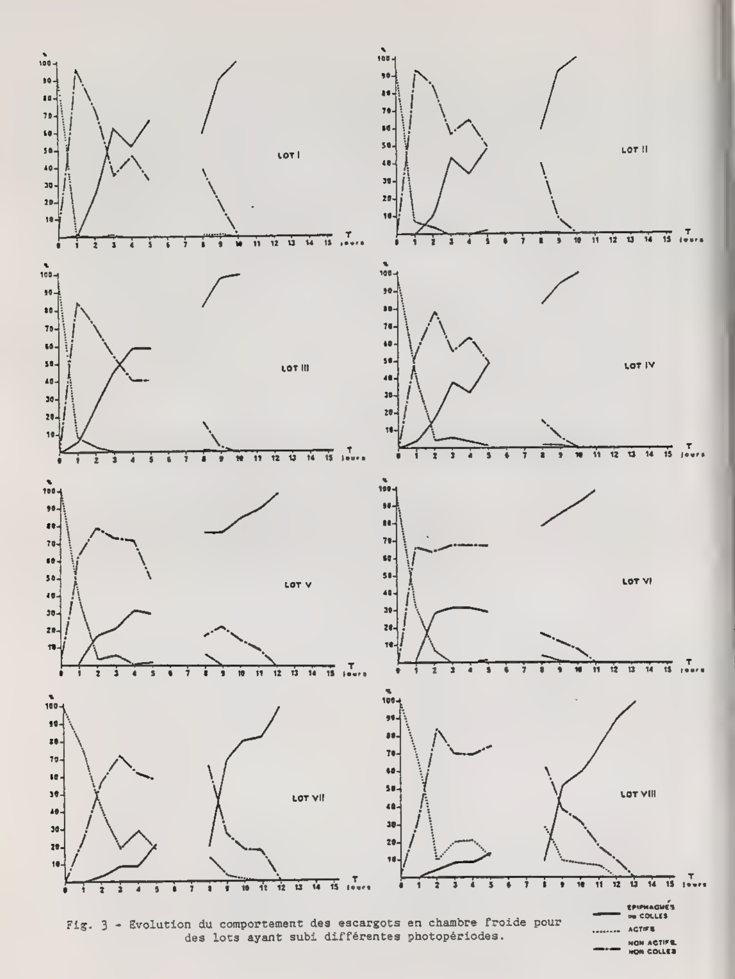


Fig. 3 - Evolution du comportement des escargots en chambre froide pour des lots ayant subi différentes photopériodes.

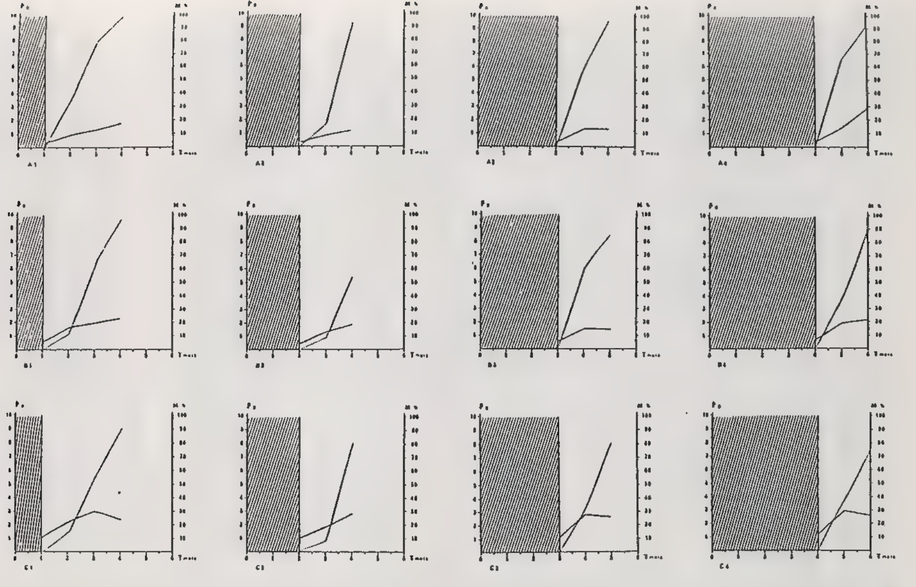


Fig. 4 - Evolution de la moyenne pondérale et de la mortalité chez des escargots issus des parcs extérieurs, ramassés début septembre 1985, puis triés suivant la taille du grand diamètre : A : < 10mm ; B : 10 à 15mm ; C : > 15mm. La partie hachurée symbolise l'hibernation subie par les différents lots et dont la durée varie de 1 à 4 mois.

d'observations diurnes, malgré le froid et une durée d'éclairement courte. Le rythme d'activité des escargots semblent donc être directement en relation avec la photopériode. Inversement, les escargots élevés sous des photophases d'une durée comprise entre 3 et 12 heures présentent une meilleure aptitude à entrer en hibernation. Dès les premiers jours passés en chambre froide, un grand nombre d'escargots se collent ou s'épiphragment alors que le taux d'animaux actifs décroît très rapidement. D'autre part, le temps nécessaire pour obtenir 100 % d'hibernants est plus court chez des escargots ayant été élevés sous des photophases d'une durée inférieure ou égale à 12 heures, ce qui confirme les résultats de DAGUZAN et LE GUEN (1986).

En accord avec les derniers auteurs, dans les deux expériences, le réveil a lieu en humidifiant le fond des enceintes. En effet, seul ce phénomène semble pouvoir provoquer la sortie d'hibernation. Nous avons constaté que durant 15 jours, aucun escargot ne se réveillait malgré une température de 20°C, une humidité relative de 85 % et une photopériode de 18h jour / 6h nuit. Par contre, le simple fait d'humidifier la mousse synthétique qui recouvre le fond de l'enceinte suffit à provoquer un réveil de tous les escargots en quelques heures. Ce phénomène a déjà été constaté chez une autre espèce Otala lactea (Müller) pour laquelle l'émergence a lieu au-dessus d'un seuil hygrométrique de 75 % (HERREID et ROKITKA, 1976). L'humidification de la mousse synthétique pourrait donc avoir comme effet d'augmenter de façon considérable le taux d'humidité relative dans l'enceinte et de provoquer le réveil des escargots. Pour des animaux élevés sous des photopériodes constantes, la reprise d'activité persiste et s'accompagne d'une reprise de la croissance. Le taux de mortalité durant cette seconde phase de croissance évolue peu : de 5 % (lot V) à 22 % (lot III) pour plus de 2 mois de croissance. En revanche, chez les escargots issus des parcs extérieurs, ce taux est compris entre 50 % (lot B_2) et 38 % (lot A_1), et ceci quelles que soient la taille et la durée d'hibernation des escargots.

Parallèlement à ce phénomène, la croissance évolue peu et on constate même une inflexion de la courbe pour certains lots. Ceci traduit une mauvaise disposition à la reprise d'activité. Dans ce cas, on peut se demander si les escargots ne sont pas conditionnés à subir une durée déterminée d'hibernation.

CONCLUSION.

A la suite de cette étude, il apparaît que l'hibernation de l'escargot Helix aspersa (Müller) est un phénomène complexe faisant intervenir un certain nombre de paramètres tant exogènes qu'endogènes. Des photopériodes constantes semblent induire une hibernation partielle puisque les escargots ne manifestent pas de période réfractaire à l'activité après 4 mois. Par contre, la photopériode naturelle caractérisée par sa variabilité rythmique semble déterminer deux phénomènes :

- l'état d'hibernants,
- la persistance de cet état pendant une durée déterminée.

La variabilité saisonnière de la photopériode pourrait donc induire chez l'escargot une rythmicité de son activité annuelle dont les phases seraient invariablement fixes. De plus, la photopériode (en tant que variation journalière de la durée d'éclairement), pourrait induire chez l'animal un état d'activité intense (jours longs) ou d'inactivité (jours courts).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BAILEY, S.E.R., 1981.- Circannual and circadian rythms in the snail Helix aspersa Müller and the photoperiodic contrôl of annual activity and reproduction. J. Comp. Physiol., 142 : 89-94.

DAGUZAN, J., 1982.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). II. Evolution de la population juvénile de l'éclosion à l'âge de 12 semaines, en bâtiment et en conditions d'élevage contrôlées. Ann. Zootechn., 31 : 87-110.

DAGUZAN, J., LE GUEN, C., 1986.- Ecophysiologie de la naissance de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) après une hibernation artificielle et en conditions contrôlées. Haliotis, 15.

HERREID, C.F., ROKITKA, M.A., 1976.- Environmental stimuli for arousal from dormancy in the land snail Otala lactea Müller. Physiol., Zool., 49 (2) : 181-190.

HALIOTIS, 16 (1987) : 57 - 67

LA REPRODUCTION DE L'ESCARGOT *HELIX ASPERSA* MULLER EN FONCTION DES CONDITIONS D'ENVIRONNEMENT : DONNEES SYNTHETIQUES

par

Rémy BONNEFOY-CLAUDET, Armand DERAY, Bernadette GRIFFOND

Laboratoire de Zoologie et Embryologie, UA CNRS 040687,

Faculté des Sciences, place Leclerc, 25030 Besançon Cedex (France)

Centre Universitaire d'Héliciculture, 5 rue Ronchaux, 25000 Besançon (France)

ABSTRACT : MODES OF REPRODUCTION IN THE SNAIL *HELIX ASPERSA* MULLER UNDER STIMULATING AND INHIBITING ENVIRONMENTAL CONDITIONS : SYNTHETIC DATA

It has been previously demonstrated by ourselves (Enée et al., 1982 ; Bonnefoy-Claudet et al., 1983) and by others (Gueméné and Daguzan, 1982 ; Le Guhennec and Daguzan, 1983) that light (photophase and wave-length) plays an important role in the control of reproduction of *Helix aspersa aspersa*.

Despite individual variations it has been possible to establish mating and egg-laying frequency patterns ; we have observed, in 6 to 7 times out of 10, a first cycle of 7 weeks for the mating and 5 weeks for the egg-laying under any lighting conditions.

Important differences have been noticed concerning the histology of the gonad as well as the egg-laying/mating ration (R) under either stimulatory (R = 0,779) or inhibitory photoperiods (R = 0,413).

Key words : *Helix aspersa*, reproduction, environmental parameters.

RESUME :

Il a été précédemment établi par nous-mêmes (Enée et al., 1982 ; Bonnefoy-Claudet et al., 1983), puis par d'autres auteurs (Gueméné et Daguzan, 1983 ; Le Guhennec et Daguzan, 1983) que la lumière (photophase et longueur d'onde) joue un rôle important dans le conditionnement de la reproduction d'*Helix aspersa aspersa*.

En dépit des variabilités individuelles, nous avons pu établir des courbes types concernant accouplements et rythme de pontes des géniteurs ; que les conditions d'éclairement soient favorables ou non, on met en évidence un premier cycle de 7 semaines pour les accouplements et de 5 semaines pour les pontes dans 66 % à 72 % des cas.

En ce qui concerne les indices gonadiques, l'aspect histologique de la gonade, le rapport R = pontes/accouplements, des différences importantes sont relevées suivant que les conditions d'éclairement sont stimulantes (R = 0,779) ou non (R = 0,413).

Mots clés : *Helix aspersa*, reproduction, paramètres d'environnement.

INTRODUCTION

Chez les Mollusques Gastéropodes Pulmonés Stylommatophores, les conditions d'environnement (humidité, température, lumière) appliquées pendant les différentes phases de l'élevage semblent induire directement le développement de l'appareil génital ainsi que la reproduction.

L'influence du taux d'humidité de l'air sur la reproduction a été montrée par Wolda (1965) chez *Cepaea nemoralis*. Chez la Limace *Arion ater rufus*, les travaux de Lusis (1966) ont prouvé que le taux d'humidité relative de l'air influait sur le nombre d'ovocytes dans l'ovotestis. Pour ce qui est de la température, ce même auteur a montré qu'une température élevée de 27° C est néfaste au développement des gamètes des deux lignées. D'après Bouillon (1956), la sexualisation de

Cepaea nemoralis est également liée aux conditions de température, une température de 6° C inhibant la spermatogenèse et favorisant l'ovogenèse, tandis qu'une température de 23° C provoque le phénomène inverse.

Parmi les conditions d'environnement, il semble que la plus importante soit la lumière qui a été très étudiée, tant du point de vue quantité que qualité. Par exemple, chez la Limace *Deroceras reticulatum*, Henderson et Pelluet (1960) concluent qu'elle est nécessaire à la maturation des gamètes. Chez une autre Limace, *Limax maximus*, Sokolove et McCrone (1978) et McCrone et Sokolove (1979) ont constaté que la lumière exerce une influence sur le déroulement de la gamétogenèse, les photopériodes de type "jours longs" étant favorables à la spermatogenèse, tandis que les photopériodes de type "jours courts" la retardent. Par contre, pour ces mêmes auteurs, l'ovogenèse et la maturation du tractus génital ne semblent pas influencées de façon significative par la photopériode.

Chez l'Escargot Petit Gris, de nombreux travaux montrent que les photopériodes courtes appliquées pendant la période de reproduction inhibent cette activité (Stephens et Stephens, 1966 ; Bailey, 1981 ; Enée et al., 1982), tandis que les photopériodes longues la stimulent (Charrier, 1980 ; Enée et al., 1982 ; Gueméné et Daguzan, 1982). Chez ce même animal, la qualité de la lumière joue un rôle important sur le comportement de reproduction ; ainsi, une lumière rouge est favorable à la reproduction (Bonnefoy-Claudet et al., 1983 ; Le Guhennec et Daguzan, 1983), tandis qu'une lumière verte l'est beaucoup moins (Bonnefoy-Claudet et al., 1983). Cette lumière verte, appliquée à des jeunes Escargots pendant leur période de croissance, ne permet pas d'obtenir de bons géniteurs lorsque ceux-ci atteignent le stade adulte (Bonnefoy-Claudet et Laurent, 1986 ; Bonnefoy-Claudet, 1986).

En plus de ces conditions, il existe d'autres facteurs capables d'agir directement sur l'activité de reproduction des Escargots Petits Gris tels le groupement (Charrier, 1980 ; Lucarz, 1984) et la durée d'hibernation (Bonnefoy-Claudet et Deray, 1984).

Nous-mêmes avons consacré 4 années de travaux concernant nombre de ces paramètres influant sur la reproduction de l'Escargot Petit Gris et avons reconnu que l'on obtient soit une stimulation, soit une inhibition des fonctions d'accouplement et de ponte. A l'issue de ce travail d'analyse, il nous a paru intéressant d'effectuer une synthèse des résultats obtenus en les classant selon des conditions stimulantes ou non stimulantes. La discrimination de ces conditions est effectuée en fonction du taux de reproduction (nombre de pontes obtenues pour 100 géniteurs) car ce paramètre est un bon reflet de l'état de stimulation de l'appareil génital. On convient de parler de conditions non stimulantes quand ce taux varie de 0 à 50 % et de conditions stimulantes quand il est supérieur à 70 %. Il nous a donc paru intéressant d'étudier en parallèle, pour ces deux conditions, les comportements de reproduction (accouplements et pontes), l'évolution de l'indice gonadique et l'histologie de la gonade.

MATERIEL ET METHODES

1. LES ANIMAUX

L'ensemble de ces travaux porte sur 3 540 Escargots Petits Gris adultes répartis en 61 lots expérimentaux. Ces animaux sont suivis en comportement de reproduction, c'est-à-dire que les accouplements sont relevés deux fois par jour, sauf le dimanche, et les pontes sont récoltées chaque semaine. Ces Escargots sont d'origines diverses, mais la plupart ont été récoltés dans la nature et principalement dans le Midi de la France (48 lots), 2 lots sont originaires de Bretagne, 2 lots de Grèce et 9 lots sont issus d'élevage.

2. CONDITIONS D'ELEVAGE

Les expériences ont été conduites au Centre Universitaire d'Héliciculture (CUH) de Besançon dont la structure et la vocation ont été décrites par Deray (1980).

Le matériel d'élevage principalement utilisé est le matériel autonettoyant (49 cas) mis au point au CUH, mais quelques expérimentations ont été conduites dans des matériels classiques (boîtes plexiglass (4 cas) ou cellules d'élevage de conception classique (8 cas)).

Les paramètres d'environnement varient en fonction des expérimentations, mais globalement nous pouvons préciser que le taux d'humidité est toujours maintenu à 95 % ± 5 %, la température variant dans une gamme de 15 à 20° C. La lumière est toujours artificielle et obtenue grâce à des néons fluorescents, soit type lumière du jour (57 cas), soit de couleur pour les expériences conduites dans différentes conditions de longueur d'onde (Bonnefoy-Claudet et al., 1983) (4 cas). Les durées d'hibernation ont également été prises en compte, de même que la concentration des animaux dans les cellules d'élevage.

La nourriture est constituée d'aliments composés, en farine, pour Escargots, distribués par les maisons Sanders et UCAAB.

La durée des expériences de reproduction varie de 13 à 25 semaines (18 semaines dans 37 cas) pour les animaux provenant de la nature et 10 semaines pour les Escargots d'élevage.

3. EXPRESSION DES RESULTATS

Selon le type d'expérimentation, il s'agit du tracé de courbes, du calcul d'indices, de clichés pour l'histologie.

a) Tracé des courbes moyennes d'accouplements et de pontes

Les nombres d'accouplements et de pontes sont décomptés par semaine d'expérimentation pour chaque lot. Le nombre moyen d'accouplements ou de pontes correspond à la somme des accouplements ou des pontes observés dans les différents lots au cours d'une même semaine d'expérimentation et divisée par le nombre de séries. Afin de mieux suivre les deux phénomènes considérés, nous avons regroupé les événements par période de 3 semaines dans un second temps.

b) Calcul de l'indice gonadique

5 prélèvements de gonade sont effectués à la mise en cellule d'élevage, puis toutes les 2 semaines pendant 14 semaines sur des animaux placés dans les deux conditions stimulantes et non stimulantes définies par Enée et al. (1982). L'indice gonadique est calculé selon la formule :

$$ig : \frac{\text{Poids frais de la gonade (en grammes)}}{\text{Poids de l'animal (en grammes)}} \times 10^5$$

c) Histologie

Après avoir été pesées, les gonades sont fixées dans le liquide de Bouin-Hollande additionné de sublimé. Après déshydratation totale et inclusion dans du paraplast à 56° C, les gonades sont coupées au microtome à 5 µm d'épaisseur. Les coupes sont colorées au trichrome de Masson (Martoja et Martoja, 1967) (hématoxyline, fuchsine acide + ponceau de xylidine ou éosine, bleu d'aniline). Cette coloration permet de reconnaître les différents types cellulaires présents dans la gonade.

Cette étude histologique porte essentiellement sur l'analyse de la lignée mâle car elle est beaucoup plus facile à apprécier que la lignée femelle. Nous avons choisi des Escargots qui avaient subi une période d'hibernation courte (1,5 mois) car à ce stade les gonades sont quasiment vides de cellules en spermatogenèse constituant ainsi un bon point de départ pour cette étude de l'influence

des conditions d'environnement après le "réveil" des animaux.

RESULTATS

Les résultats concernant l'activité de reproduction enregistrée dans les deux conditions sont consignés sur les figures 1 et 2 et dans le tableau I. Une analyse détaillée nous montre que les activités d'accouplements et de pontes sont fortement dépendantes des conditions d'environnement appliquées.

1. INFLUENCE SUR LES ACCOUPLEMENTS

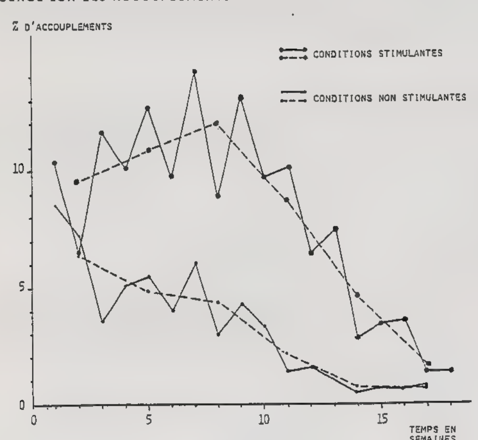


FIGURE 1 POURCENTAGES D'ACCOUPLEMENTS ENREGISTRÉS EN CONDITIONS STIMULANTES ET NON STIMULANTES AU COURS DE L'EXPÉRIMENTATION.
LES COURBES POINTILLÉES REPRÉSENTENT LE POURCENTAGE MOYEN D'ACCOUPLEMENTS POUR UNE PÉRIODE DE 3 SEMAINES.

La courbe d'accouplements enregistrée dans les deux conditions (Fig. 1) nous montre que ceux-ci sont beaucoup plus nombreux en conditions stimulantes qu'en conditions non stimulantes. Toutefois, nous pouvons noter des analogies entre les deux courbes, à savoir une alternance de pics et de creux souvent en phase dans les deux conditions. Parmi ces pics et creux, nous repérons deux cycles d'accouplements au cours d'une période de reproduction. Le premier dure pendant les 7 premières semaines dans les deux cas et apparaît très bien sur la courbe représentant le cumul des accouplements par période de 3 semaines. Ce premier cycle de 7 semaines est présent dans 72,4 % des cas en conditions stimulantes et 68,7 % des cas en conditions non stimulantes.

Au titre des différences, on note qu'en conditions stimulantes, les accouplements augmentent progressivement du début à la 7e semaine et subissent ensuite une chute brutale. Au con-

traire, en conditions non stimulantes, nous assistons à une diminution progressive du nombre d'accouplements du début à la fin de la période d'expérimentation. Après la 7e semaine, cette baisse de l'activité d'accouplement est beaucoup plus accentuée.

2. INFLUENCE SUR LA PONTE

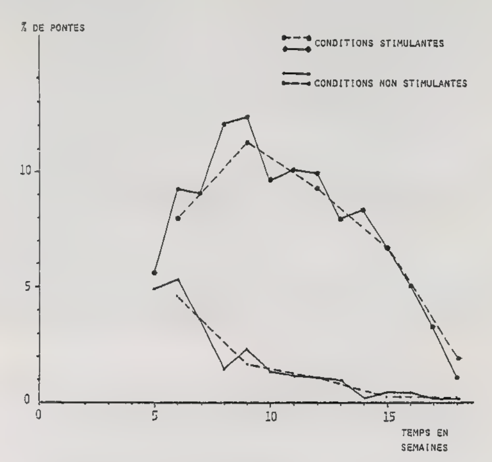


FIGURE 2 POURCENTAGES DE PONTES ENREGISTRÉES EN CONDITIONS STIMULANTES ET NON STIMULANTES AU COURS DE L'EXPÉRIMENTATION.
LES COURBES POINTILLÉES REPRÉSENTENT LE POURCENTAGE MOYEN DE PONTES POUR UNE PÉRIODE DE 3 SEMAINES.

Les courbes de pontes sont représentées sur la figure 2. Comme pour les accouplements, on en enregistre plus en conditions stimulantes et des remarques similaires à celles notées pour les accouplements peuvent être formulées.

a) Les analogies

- La courbe se présente aussi sous forme de pics et de creux, mais l'alternance est moins marquée que pour les accouplements.

- La période de ponte peut être divisée aussi en deux cycles : le premier dure 5 semaines et on le retrouve respectivement dans 66 et 72 % des cas en conditions stimulantes et non stimulantes.

b) Les différences

Comme pour les accouplements, on note une augmentation du nombre de pontes au cours du premier cycle en conditions stimulantes et on assiste ensuite à une diminution brutale du nombre de pontes. En conditions non stimulantes, le nombre de pontes récoltées diminue du début à la

fin de l'expérience. Après la fin du premier cycle, l'activité de ponte est relativement faible.

L'analyse du tableau I montre qu'en conditions stimulantes, nous obtenons un taux d'accouplement 2,5 fois plus élevé qu'en conditions non stimulantes. En ce qui concerne les pontes, cette différence est beaucoup plus grande car on récolte 4,72 fois plus de pontes en conditions stimulantes.

TABLEAU I

Modalités de reproduction de géniteurs Petits Gris
en fonction de la qualité des conditions d'environnement.

Conditions d'environnement	Déroulement de la reproduction et temps en semaines					Taux de reproduction					
	1er cycle		2e cycle		Entre 1er A et 1er P	1er cycle		2e cycle		Durée totale	
	A	P	A	P		A	P	A	P	A	P
Stimulantes	7	5	11	11	3,7	59,2 %	51,3 %	40,7 %	48,7 %	145,4 %	113,3 %
Non stimulantes	7	5	9	8	4,3	74,2 %	82 %	25,8 %	18 %	58.4 %	24 %

3. INFLUENCE SUR L'INDICE GONADIQUE

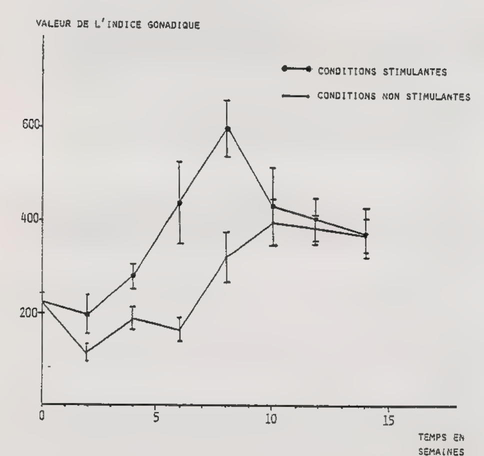


FIGURE 3 ÉVOLUTION DE L'INDICE GONADIQUE EN CONDITIONS STIMULANTES ET NON STIMULANTES

L'analyse de la figure 3, représentant l'évolution de l'indice gonadique dans les deux conditions, nous montre que celui-ci est toujours supérieur en conditions stimulantes. Dans ces conditions, à la 2e semaine, on enregistre une légère baisse due vraisemblablement au fait que les Escargots ont reconstitué une partie de leurs réserves perdues pendant leur période d'inactivité. Ensuite, on assiste à une augmentation jusqu'à la 8e semaine, suivie d'une baisse importante entre la 8e et la 10e semaine, puis baisse régulière mais plus faible jusqu'à la 14e semaine. En conditions non stimulantes, après une baisse à la 2e semaine, l'indice gonadique croît jusqu'à la 10e semaine, mais de façon moins régulière qu'en conditions stimulantes. Ensuite, on enregistre une légère diminution jusqu'à la 14e semaine. Notons que cet indice moyen reste toujours inférieur à 400.

4. ETUDE HISTOLOGIQUE DES GONADES

a) A la mise en élevage

On trouve dans les acini des spermatozoïdes en dégénérescence et par endroits quelques rares zones où l'épithélium germinatif bourgeonne des cellules mâles jeunes (spermatogonies) (Pl. I, fig. 1).

b) Après 2 semaines

En conditions stimulantes, les acini se sont comblés de spermatogonies dont certaines entrées en méiose arrivent au stade spermatides rondes. En conditions non stimulantes, les cellules mâles les plus avancées en spermatogenèse entrent seulement en méiose ne dépassant pas le stade pachytène.

c) Après 6 semaines

En conditions stimulantes, on peut reconnaître de nombreux faisceaux de spermatides allongées. En conditions non stimulantes, la spermatogenèse ne dépasse pas le stade de spermatides rondes, bien que le nombre de spermatogonies présentes dans la gonade ait considérablement augmenté.

d) Après 10 semaines

En conditions stimulantes, nous observons principalement les derniers stades de la spermatogenèse avec beaucoup de spermatides allongées et un grand nombre de spermatozoïdes dans la lumière des acini (Pl. I, fig. 3). En conditions non stimulantes, il y a beaucoup de spermatides rondes, spermatides allongées et quelques rares faisceaux de spermatozoïdes néoformés (Pl. I, fig. 2).

e) Après 14 semaines

Il existe peu de variations avec les observations faites à 10 semaines dans les deux conditions. Seuls les spermatozoïdes présents en conditions non stimulantes sont un peu plus nombreux.

DISCUSSION - CONCLUSION

La comparaison entre les premiers et deuxièmes cycles de reproduction nous montre un équilibre en conditions stimulantes, tant au niveau des accouplements que des pontes. Par contre, en conditions non stimulantes, il y a un très fort déficit pour les deux phénomènes au cours du deuxième cycle.

Dans les deux conditions, le délai entre le premier accouplement et la première ponte est très voisin (de l'ordre de 4 semaines).

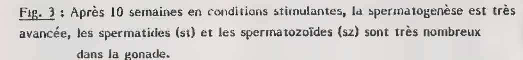
L'analyse histologique des gonades nous indique que la spermatogenèse va à son terme dans les deux conditions, mais qu'elle se déroule beaucoup plus rapidement et de façon plus intense en conditions stimulantes qu'en conditions non stimulantes. Ceci correspond aux résultats enregistrés



1 : Gonade d'Escargot en hibernation depuis un mois et demi. Les acini sont pauvres en cellules mâles jeunes, ou spermatogonies (sg).



2 : Après 10 semaines en conditions non stimulantes, les acini se sont comblés de cellules mâles à différents stades de la spermatogenèse. Les stades terminaux ne sont représentés que par quelques rares faisceaux de spermatides (st) et spermatozoïdes (sz).


Fig. 3 : Après 10 semaines en conditions stimulantes, la spermatogenèse est très avancée, les spermatides (st) et les spermatozoïdes (sz) sont très nombreux dans la gonade.

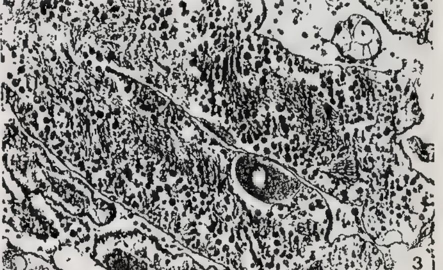


PLANCHE I

par Gomot et Gomot (1985) en ce qui concerne l'activité de spermatogenèse dans des conditions de photopériodes stimulatrices et inhibitrices. Ces auteurs ont utilisé des radioéléments marqués pour suivre l'activité mitotique dans la gonade d'*Helix aspersa*. Ces observations semblent parfaitement transcrites dans les courbes d'évolution de l'indice gonadique et, en conséquence, dans les activités d'accouplements et de pontes. La superposition des 3 courbes en conditions stimulantes (Fig. 4) nous montre bien qu'elles évoluent de façon synchrone et logique. Le pic d'indice gonadique est concomitant des pics d'accouplements et de pontes. Ceci traduit bien le fait que dans la gonade il y a une forte activité de spermatogenèse induisant les accouplements et d'ovogenèse permettant une ponte abondante. Ces deux processus se déroulent avec un certain décalage bien visible entre les pics d'accouplements et de pontes (environ 2 semaines), ce qui correspond bien aux observations faites en comportement de reproduction (Bonnefoy-Claudet et Deray, 1985) où nous montrons une durée moyenne de 12,3 jours entre l'accouplement et la ponte. Guyard (1971) a étudié l'évolution des deux lignées germinales dans la gonade d'*Helix aspersa* et a montré un décalage entre les pics de spermatogenèse et d'ovogenèse, ce qui l'a conduit à classer *Helix aspersa* parmi les hermaphrodites successifs à maturation asynchrone.

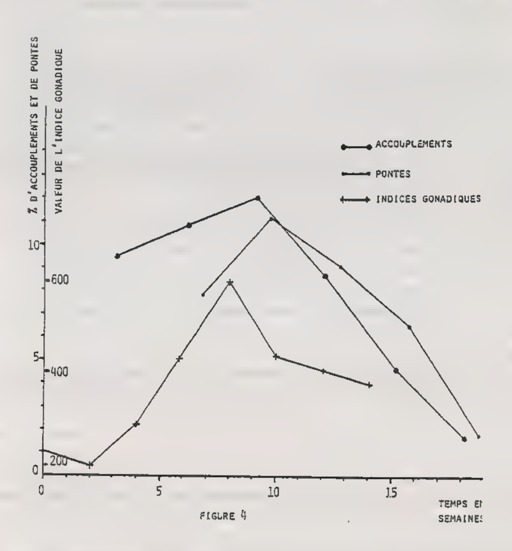


FIGURE 4

En ce qui concerne les conditions non stimulantes, nous n'observons pas franchement un pic mais une augmentation des valeurs correspondant aux accouplements enregistrés et aux pontes récoltées.

En conclusion, il est donc possible de définir des conditions d'environnement stimulantes et non stimulantes pour la reproduction de l'Escargot Petit Gris. Pour les premières, nous pouvons affirmer que les photophases longues sont primordiales car dans 100 % des cas où nous avons enregistré un taux de reproduction supérieur à 70 %, la photopériode appliquée était de type "jour long". Mais cet éclairement long doit être couplé avec une durée d'hibernation d'au moins 3 mois, un groupement moyen d'animaux dans les cellules d'élevage et une nourriture convenable. Parmi les conditions non stimulantes, nous avons répertorié les photopériodes courtes (15 cas sur 25), la durée d'hibernation courte, les trop fortes concentrations d'animaux en cellules de reproduction, la nourriture non appropriée.

De plus, cet ensemble de travaux sur la reproduction de l'Escargot *Helix aspersa* nous permet de déterminer qu'il existe des données parfaitement concordantes entre l'analyse comportementale de la reproduction, l'évolution des indices gonadiques et l'analyse histologique de la gonade et ceci surtout en conditions stimulantes. En conditions non stimulantes, il semble plus difficile de tirer des conclusions car, bien que la spermatogenèse et l'ovogenèse arrivent à terme, nous enregistrons une activité de reproduction très faible. Ceci est dû au fait qu'accouplements et pontes sont sous la dépendance de mécanismes endocrines complexes non encore élucidés chez cet animal.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAILEY, S.E.R., 1981. Circannual and circadian rhythms in the snail *Helix aspersa* Müller and the photoperiodic control of annual activity and reproduction. J. Comp. Physiol., 142 : 89-94.

BONNEFOY-CLAUDET, R., 1986. Modalités de reproduction de l'Escargot *Helix aspersa* Müller en fonction de longueurs d'onde de la lumière selon lesquelles ils sont élevés. Soumis à Haliotis.

BONNEFOY-CLAUDET, R., DERAY, A., et GOMOT, L., 1983. Action de lumières de longueurs d'onde différentes sur la reproduction de l'Escargot *Helix aspersa* Müller. C. R. Soc. Biol., 177 : 504-512.

BONNEFOY-CLAUDET, R., et DERAY, A., 1984. Influence de la durée d'hibernation sur l'activité reproductrice de l'Escargot *Helix aspersa* Müller. C. R. Soc. Biol., 178 : 442-449.

BONNEFOY-CLAUDET, R., et DERAY, A., 1985. L'Escargot Petit Gris (*Helix aspersa aspersa*) : comportement des géniteurs au cours de cycles de reproduction (conditions d'environnement stimulatrices ou non). Journées de la Société Zoologique de France, Tours, 8-10 juillet : Influence des facteurs climatiques sur la reproduction, le comportement et les cycles biologiques.

BONNEFOY-CLAUDET, R., et LAURENT, J., 1986. Longueur d'onde de la lumière et croissance chez l'Escargot *Helix aspersa aspersa* ; potentialités des géniteurs obtenus. C. R. Soc. Biol., (sous presse).

BOUILLON, J., 1956. Influence of temperature on the histological evolution of the ovotestis of *Cepaea nemoralis* L. Nature, 177 : 142-143.

CHARRIER, M., 1980. Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'Escargot Petit Gris *Helix aspersa* Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse Doctorat 3e cycle, Rennes.

DERAY, A., 1980. Structure et vocation du Centre Universitaire d'Héliciculture de Besançon. Haliotis, 10 : 53-54.

ENEE, J., BONNEFOY-CLAUDET, R., et GOMOT, L., 1982. Effet de la photopériode artificielle sur la reproduction de l'Escargot *Helix aspersa* Müller. C. R. Acad. Sci. Paris, 294 : 357-360.

GOMOT, P., et GOMOT, L., 1985. Action de la photopériode sur la multiplication spermatogoniale et la reproduction de l'Escargot *Helix aspersa*. Bull. Soc. Zool. Fr., 110 : 445-459.

GUEMENE, D., et DAGUZAN, J., 1982. Variations des capacités reproductrices de l'Escargot "Petit Gris", *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore), selon son origine géographique. I. Accouplement et ponte. Ann. Zootech., 31 : 369-390.

GUYARD, A., 1971. Etude de la différenciation de l'ovotestis et des facteurs contrôlant l'orientation sexuelle des gonocytes de l'Escargot *Helix aspersa*. Thèse Doct. Sci. nat., Besançon.

HENDERSON, N.E., et PELLUET, D., 1960. The effect of visible light on the ovotestis of the slug *Deroceras reticulatum* (Müller). Can. J. Zool., 38 : 173-178.

LE GUHENNEC, M.F., et DAGUZAN, J., 1983. Rôle de la lumière sur la reproduction de l'Escargot Petit Gris, *Helix aspersa* Müller. C. R. Acad. Sci. Paris, 297 : 141-144.

LUCARZ, A., 1984. Etude expérimentale de l'effet du groupement sur la ponte d'*Helix aspersa* Müller. Intern. J. Invert. Reprod. Dev., 7 : 185-192.

LUSIS, O., 1966. Changes induced in the reproductive system of *Arion ater rufus* L. Proc. Malacol. Soc. Lond., 37 : 19-26.

MARTOJA, R., et MARTOJA, M., 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson et Cie Ed., Paris.

McCRONE, J., et SOKOLOVE, P.G., 1979. Brain-gonad axis and photoperiodically-stimulated sexual maturation in the slug, *Limax maximus*. J. Comp. Physiol., 133 : 117-124.

SOKOLOVE, P.G., et McCRONE, J., 1978. Reproductive maturation in the slug *Limax maximus* and the effects of artificial photoperiod. J. Comp. Physiol., 125 : 315-325.

STEPHENS, C.J., et STEPHENS, G.C., 1966. Photoperiodic stimulation of egg-laying in the land snail *Helix aspersa*. Nature, 212 : 1582.

WOLDA, H., 1965. The effect of drought on egg production in *Cepaea nemoralis* L. Arch. Neerl. Zool., 16 : 387-399.

HALIOTIS, 16 (1987) : 69 - 75

MODALITES DE REPRODUCTION DE L'ESCARGOT *HELIX ASPERSA MAXIMA* EN FONCTION DE LA PHOTOPHASE ; COMPARAISON AVEC *HELIX ASPERSA ASPERSA*.

par

Rémy BONNEFOY-CLAUDET, Armand DERAY

Laboratoire de Zoologie et Embryologie, UA CNRS 040687,

Faculté des Sciences, place Leclerc, 25030 Besançon Cedex (France)

Centre Universitaire d'Héliciculture, 5 rue Ronchaux, 25000 Besançon (France)

ABSTRACT : CONDITIONS OF REPRODUCTION OF THE SNAIL *HELIX ASPERSA MAXIMA* ACCORDING TO THE PHOTOPHASE ; COMPARISON WITH *HELIX ASPERSA ASPERSA*.

It has been established by ourselves (Enée et al., 1982) and by others (Gueméné and Daguzan, 1982) that the photophase plays an important role on the reproduction of *Helix aspersa aspersa*. We have demonstrated that the rates of reproduction* are clearly higher in long-day (113 %) than in short-day (24 %) photoperiods ; this is essentially due to a more or less complete cessation of egg-laying after 4 or 5 weeks of short-day lighting.

In *Helix aspersa maxima* egg-laying decreases but never stops in short-day exposure and the differences of the reproduction rates are less important (285 % vs 143%).

The conclusions we have drawn from the reproductive behavior of *Helix aspersa aspersa* cannot be transposed to *Helix aspersa maxima*.

Key words : Reproduction, photophase, *Helix aspersa maxima*.

RESUME :

Il a été précédemment établi par nous-mêmes (Enée et al., 1982) et par d'autres auteurs (Gueméné et Daguzan, 1982), que la photophase joue un rôle important sur la reproduction d'*Helix aspersa aspersa*. Pour notre part, nous avons montré qu'en photophases longues, les taux de reproduction** sont nettement supérieurs à ceux obtenus en photophases courtes (113 % contre 24 %), ceci étant essentiellement dû à un arrêt plus ou moins total de la ponte après 4 à 5 semaines de reproduction en photophases courtes.

Chez *Helix aspersa maxima*, la ponte est également moins abondante en photophases courtes qu'en photophases longues, mais les différences entre les taux de reproduction sont beaucoup moins importantes (285 % contre 143 %), car après 4 à 5 semaines de reproduction, on ne note pas d'arrêt de la ponte en photophases courtes.

En conclusion, il apparaît qu'on ne peut transposer à *Helix aspersa maxima* ce qui est observé chez *Helix aspersa aspersa* concernant le comportement de reproduction.

Mots clés : Reproduction, photophase, *Helix aspersa maxima*.

INTRODUCTION

L'influence de la lumière artificielle sur la précocité sexuelle et la reproduction de l'Escargot *Helix aspersa aspersa* commence à être bien connue. En ce qui concerne la précocité

* The reproduction rate is the number of egg-laying obtained with 100 snails in 15 weeks.

** Le taux de reproduction représente le nombre de pontes obtenues pour 100 géniteurs en 15 semaines.

sexuelle, Laurent et al. (1984) ont montré que le délai d'apparition des premiers Escargots bordés* dans les lots en croissance et l'observation des premiers accouplements est d'autant plus court que la photophase fixe tout au long de l'expérience (tubes fluorescents type lumière du jour) est longue (14 à 18 h d'éclairement), aucun animal bordé n'étant d'ailleurs obtenu avec une photophase courte (8 h d'éclairement par 24 h). L'application d'une photophase modulée au cours de la croissance (8 h d'éclairement au début, puis augmentation d'une demi-heure par semaine) donne des résultats très voisins de ceux obtenus avec une photophase longue fixe (18 h d'éclairement) pour les deux paramètres considérés. Pour ce qui est de la reproduction des Escargots géniteurs, il a été également montré que la lumière joue un rôle important, tant en ce qui concerne la photophase (Charrier, 1980 ; Enée et al., 1982 ; Gueméné et Daguzan, 1982) que la longueur d'onde (Bonnefoy-Claudet et al., 1983 ; Le Guhennec et Daguzan, 1983).

En effet, pour la photophase, il a été reconnu que les durées d'éclairement longues (18 h et 24 h par 24 h) sont bénéfiques car elles favorisent accouplements et pontes (Enée et al., 1982 ; Gueméné et Daguzan, 1982) pour des durées d'éclairement de 18 h par 24 h. Pour ce qui est de la longueur d'onde, Bonnefoy-Claudet et al. (1983) ont montré que les radiations situées dans le rouge (600-700 nm) donnent de bons résultats, alors que la lumière verte (500-560 nm) est peu efficace ; ces résultats furent confirmés (Le Guhennec et Daguzan, 1983) pour la lumière rouge (650-750 nm), mais non pour la lumière verte (480-530 nm) jugée stimulatrice par ces auteurs.

Il existe une variété de Petits Gris qui s'est adaptée au climat de l'Algérie : il s'agit d'*Helix aspersa maxima*, encore dénommé "Gros Gris" en raison de sa taille supérieure à celle du Petit Gris, ou "Gris d'Algérie". Depuis quelques années (1977 environ), cet Escargot a été introduit en France à des fins d'héliciculture car sa taille le rend intéressant pour le marché. Bien que présent dans notre pays depuis 9 années, les renseignements concernant l'influence des paramètres d'environnement sur sa reproduction restent vagues ou contradictoires, faute d'étude scientifique conduite à son adresse ; il est vrai que les principaux utilisateurs ne possédaient pas les moyens d'effectuer de telles études. Devant cette pénurie de renseignements, il nous a paru intéressant d'étudier le comportement de reproduction de cet animal et, en premier lieu, de reconnaître si la photophase joue chez lui un rôle aussi important que chez le Petit Gris. Comme en ce qui concerne *Helix aspersa aspersa*, l'expérimentation est conduite au Centre Universitaire d'Héliciculture de Besançon**.

MATERIEL ET METHODES

a) Les animaux

Les Escargots utilisés ont été produits (génération F9 d'élevage) dans l'atelier hélicicole du C.F.P.P.A. Châteaufarine*** selon la technique de l'élevage mixte, c'est-à-dire début de croissance en intérieur en conditions contrôlées (photophase : 18 h, température : 15° C, hygrométrie : 95 %), puis passage en parcs externes dans la première quinzaine de mai pour y terminer leur engraissement. Dès l'apparition des premiers Escargots bordés, nous avons récolté les géniteurs qui sont

* Parvenus en fin de croissance, les Escargots ornent le bord libre de la coquille d'un bourrelet : ils sont alors appelés "bordés" et considérés comme sexuellement matures. Cette particularité se rencontre chez le Petit Gris et le Gros Gris, mais non chez l'Escargot de Bourgogne.

** Le Centre Universitaire d'Héliciculture de Besançon a été créé en 1980. Il comporte, sur 268 m², un ensemble de 13 boxes pouvant être réglés de manière très précise indépendamment les uns des autres : température, lumière, hygrométrie, etc...

*** Dans un souci d'application sur le terrain des données expérimentales acquises au Centre d'Héliciculture à des fins de promotion de l'élevage des Escargots, 3 ateliers hélicicoles "grandeur nature" ont été installés dans des établissements d'enseignement public agricole dont celui du CFPPA de Besançon-Châteaufarine d'où proviennent les animaux.

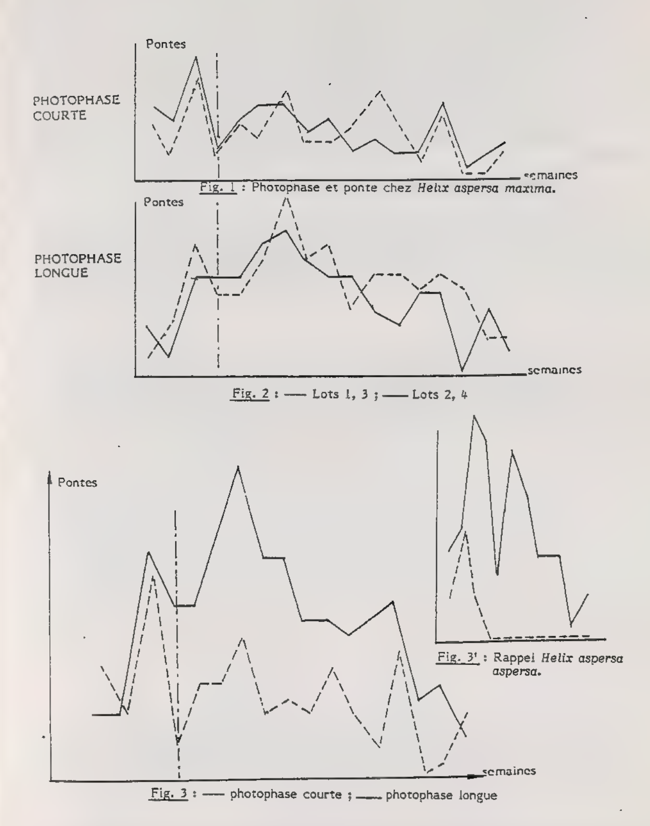


Fig. 1 : Photophase et ponte chez *Helix aspersa maxima.*

Fig. 2 : —— Lots 1, 3 ; —— Lots 2, 4

Fig. 3' : Rappel *Helix aspersa aspersa.*

Fig. 3 : —— photophase courte ; —— photophase longue

placés le 8 août en reproduction sans période de repos dans chaque condition de photophase (2 lots distincts de 30 animaux dans chaque conditions).

b) Les paramètres utilisés

Lumière : Nous avons testé deux conditions de photophase :

- une longue de 18 h de lumière par jour,
- une courte de 8 h de lumière par jour.

Cette lúmière est obtenue grâce à des tubes néon Mazda de 40 watts, type "lumière du jour de luxe".

Température : La température est maintenue à 15° C ± 0,1° C pendant toute la durée de l'expérience.

Humidité : Elle est fixée à 95 % ± 5 %.

c) Le matériel

L'expérience s'est déroulée dans des cages autonettoyantes*. Dans ce cas, chaque lot dispose de deux cellules contingües ; dans l'une on distribue la nourriture, l'autre est dépourvue d'autonettoyage et on y place le pondoir. Celui-ci est rempli d'un mélange de terreau (5 volumes), d'argile (2 volumes), de tourbe (1 volume) et 10 g de carbonate de calcium par kilogramme de mélange.

d) Les observations réalisées

Une observation régulière le matin et le soir nous permet de noter les accouplements dans chaque lot. Les pontes sont récoltées et comptabilisées toutes les semaines le vendredi. En même temps que l'on prélève les pondoirs, on fait un contrôle de la mortalité dans chaque lot.

RESULTATS

Les courbes représentatives des pontes obtenues en fonction du temps font l'objet de la figure 1 pour les deux lots placés à 8 h de lumière et de la figure 2 pour ceux placés à 18 h d'éclairement ; la figure 3, quant à elle, exprime sur une seule courbe le cumul des résultats obtenus dans chaque condition de photophase pour les deux lots ; le graphique 3' rappelle les résultats de ponte obtenus chez le Petit Gris. Les accouplements (cumul des deux lots) sont consignés dans les figures 4 et 5 respectivement pour les photophases courtes et longues. L'ensemble des schémas est complété par l'expression des taux d'accouplement, tant chez le Gros Gris que chez le Petit Gris (tableau 1).

DISCUSSION

Les résultats obtenus permettent d'énoncer 5 faits très nets :

1) Bien que les animaux soient choisis au hasard dans chacun des deux lots, les résultats obtenus tant en ce qui concerne les pontes que les accouplements sont très voisins quelle que soit la photophase appliquée. Ceci est vrai aussi bien pour les taux calculés que pour l'alternance des "pics"

* Il s'agit d'un matériel original breveté (brevet Université de Besançon, 1980) dans lequel les cellules d'élevage contigues et superposées sont pourvues d'un système rotatif de nettoyage.

Tableau : *Helix aspersa maxima* : taux de ponte en fonction de la photophase (comparaison avec *Helix aspersa aspersa*).

Animaux / paramètres — Périodes	*Helix aspersa maxima*				*Helix aspersa aspersa* (rappel)[1]	
	Photophases					
	courtes (8 h)[2]		longues (18 h)[2]		8 h[2]	18 h[2]
	lot 1	lot 2	lot 3	lot 4		
1er cycle 3 semaines	50 %	36,7 %	53,3 %	56,7 %	23 %	57,5 %
	43,3 %		55 %			
2e cycle 13 semaines	93,3 %	106,7 %	213,3 %	246,7 %	0 %	47,5 %
	100 %		230 %			
totale	143 %		285 %		23 %	105 %

1 Enée, Gomot, Deray 1979 / Enée, Bonnefoy, Gomot 1982
2. heures d'éclairement par 24 h.

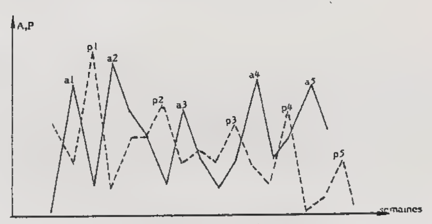


Fig. 4 : Accouplements (A) et pontes (P) en photophase courte.

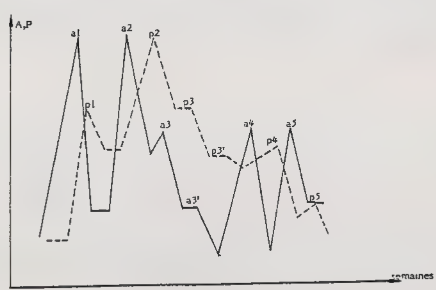


Fig. 5 : Accouplements (A) et pontes (P) en photophase longue.

et des "creux" observés au cours du temps.

2) Quelle que soit la photophase, l'alternance pic d'accouplement - pic de ponte est très nette (on dénombre aisément dans chaque cas 5 pics d'accouplement précédant 5 pics de ponte : a1-a5 et p1-p5).

3) L'Escargot Gros Gris est un animal prolifique comme en témoignent les taux de ponte qui sont très élevés en photophase longue.

4) Cet Escargot est sensible à la photophase et la stimulation la plus intense est obtenue par l'emploi des photophases longues.

5) L'application des photophases courtes entraîne une baisse d'activité reproductrice d'*Helix aspersa maxima* qui est cependant beaucoup moins importante que chez *Helix aspersa aspersa* (pourcentage de pontes) car entre photophase longue et courte, le taux baisse de 1,9 fois seulement contre 4,05 fois chez *Helix aspersa aspersa* (Bonnefoy-Claudet et al., 1983). Ceci est essentiellement dû à la persistance de la ponte au-delà de la 4e semaine de reproduction, ce qui n'est jamais observé chez le Petit Gris.

CONCLUSION

Il apparaît que l'Escargot *Helix aspersa maxima* est sensible à la photophase, les durées d'éclairement longues étant les plus stimulatrices, comme chez *Helix aspersa aspersa*. Des différences indéniables existent cependant entre les deux variétés ; celles-ci concernent la prolificité et l'importance de l'inhibition de reproduction sous photophase défavorable.

Vis-à-vis de la recherche fondamentale poursuivie par notre équipe sur les modalités de reproduction chez *Helix aspersa aspersa*, *Helix aspersa maxima* représente un modèle d'étude digne d'intérêt car ses particularités comportementales signent vraisemblablement des singularités physiologiques. Son étude devrait nous donner une vue plus globale des phénomènes qui président au contrôle de la reproduction chez les Escargots en général. Au regard de l'héliciculture naissante, la prolificité de cet animal est un atout complémentaire à porter à son crédit au côté de sa taille que 10 générations d'élevage n'ont nullement fait diminuer. Qu'il s'agisse de recherche fondamentale ou de préoccupations économiques, il est certain que l'homogénéité des résultats obtenus entre différents lots, vraisemblablement due à une domestication déjà longue, est un argument supplémentaire à la poursuite de l'étude de cet animal.

BIBLIOGRAPHIE

BONNEFOY-CLAUDET, R., DERAY, A., et GOMOT, L., 1983. Action de lumières de longueurs d'onde différentes sur la reproduction de l'Escargot *Helix aspersa* M. C. R. Soc. Biol., 177 : 504-512.

CHARRIER, M., 1980. Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'Escargot Petit Gris *Helix aspersa* Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse 3e cycle, Rennes.

ENEE, J., BONNEFOY-CLAUDET, R., et GOMOT, L., 1982. Effet de la photopériode artificielle sur la reproduction de l'Escargot *Helix aspersa* Müller. C. R. Acad. Sci. Paris, 294 : 357-360.

GUEMENE, D., et DAGUZAN, J., 1982. Variations des capacités reproductrices de l'Escargot "Petit Gris", *Helix aspersa* Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore), selon son origine géographique. I. Accouplement et ponte. Ann. Zootech., 31 : 369-390.

LAURENT, J., DERAY, A., et GRIMARD, A.M., 1984. Influence de la photopériode, du degré d'hétérogénéité de la population sur la dynamique de croissance et la maturation sexuelle de l'Escargot *Helix aspersa*. C. R. Soc. Biol., 178 : 421-441.

LE GUHENNEC, M.F., et DAGUZAN, J., 1983. Rôle de la lumière sur la reproduction de l'Escargot Petit Gris, *Helix aspersa* Müller. C. R. Acad. Sci. Paris, 297 : 141-144.

HALIOTIS, 16 (1987) : 77 - 91

ETUDE DE QUELQUES FACTEURS AFFECTANT LA REPRODUCTION DE L'ESCARGOT PETIT-GRIS *HELIX ASPERSA* (Müller).

(Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore)

par

Luc **MADEC** et Jacques **DAGUZAN.**
Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA)
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu
Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT. STUDIES ON FACTORS AFFECTING THE REPRODUCTION OF THE BROWN SNAIL *HELIX ASPERSA* Müller (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora).

Reproductive activity and the ability to reproduce in *Helix aspersa*(Müller) can be influenced by many abiotic and biotic factors. This study compares six groups of adult snails, one group kept outside in a park and the others in controlled experimental conditions, and specifies the part played by climatic conditions on reproduction.

In addition it was possible to examine the influence of an individual's size on reproduction and the relationships between reproductive activity and reproductive ability.

Key words. Reproduction. climate. sixe. Helix aspersa.

RESUME : L'activité et les capacités reproductrices de l'escargot Petit-gris *Helix aspersa* (Müller), très variables, peuvent être influencées par des multiples facteurs abiotiques et biotiques. L'étude comparative de 6 lots d'escargots adultes, placés, les uns dans un parc extérieur, les autres en conditions expérimentales contrôlées, précise le rôle joué par les conditions climatiques sur la reproduction des individus.

De plus, il est possible de mettre en évidence, d'une part l'influence sur la reproduction de la taille des escargots, et, d'autre part les relations existant entre leur activité et leurs capacités reproductrices.

Mots clés : Reproduction, climat, taille, Helix aspersa.

INTRODUCTION.

De nombreux biologistes s'intéressent depuis une vingtaine d'années à la reproduction des Gastéropodes Pulmonés terrestres. Certains aspects de cette activité sont donc actuellement bien connus ; il s'agit, en particulier, de l'anatomie et de la physiologie de l'appareil reproducteur (ANCEL, 1903 ; MEISENHEIMER, 1907) , de l'organogénèse de l'appareil génital (COURTOT et GOMOT, 1982 ; GRIFFOND et BRIDE, 1985), de l'endocrinologie de la reproduction (GUYARD, 1970, 1971 ; GOMOT, 1973 ; GOMOT et COURTOT, 1979) et enfin, dans une moindre mesure, du comportement des animaux pendant la phase d'activité sexuelle : BASINGER (1931) et HERZBERG et HERZBERG (1962) pour *Helix aspersa* Müller ; WOLDA (1963) pour *Cepaea nemoralis*(L.). C'est pour une large part, à ces auteurs que nous devons également les principales données quantitatives concernant la reproduction de l'escargot.

Cependant, peu d'études relatives à l'écophysiologie de la reproduction ont été effectuées à ce jour et plus particulièrement chez *Helix aspersa*. Il convient néanmoins de noter l'importance des travaux de CHARRIER (1980), DAGUZAN (1981), GUEMENE et DAGUZAN (1982-1983), LE GUHENNEC et DAGUZAN (1983), LE GUHENNEC (1985), qui ont permis de cerner l'influence

de facteurs abiotiques telles la température, l'humidité relative, la lumière, sur l'activité reproductrice du "Petit-gris", mais uniquement dans les conditions contrôlées du laboratoire. L'influence sur la reproduction de facteurs biotiques comme la densité a également été envisagée (YOM-TOV, 1971 , THOMAS et BENJAMIN, 1974 ; CARTER et ASHDOWN, 1984) pour diverses espèces de Gastéropodes Pulmonés terrestres.

Dans ce travail, nous nous intéressons à la reproduction d'*Helix aspersa* dans la nature et en conditions expérimentales contrôlées, ce qui nous permet, non seulement de suivre l'évolution de cette activité au cours de la saison, mais aussi de la comparer à celle observée au laboratoire, en l'absence de toute variation des paramètres climatiques. Dans ces conditions, l'influence de la taille des individus sur leur reproduction est également envisagée.

MATERIEL ET METHODES.

1. Conditions d'élevage.

a) En parc extérieur.

Les escargots sont placés à l'intérieur d'enceintes cylindriques closes, d'un volume de 0,2 m^3 et constituées d'une armature métallique sur laquelle a été tendue une toile de nylon à mailles carrées. Un couvercle assure la protection des animaux contre d'éventuels prédateurs aériens (Oiseaux, Sylphes, larves de Lampyres) tandis qu'une toile de rafia à mailles serrées, disposée sur toute la surface au sol de l'enceinte diminue le risque de pontes incontrôlables, sachant que le "Petit-gris" pond à l'intérieur de nids qu'il creuse à 3 ou 4 cm de profondeur dans la terre (BASINGER, 1931). Pour recueillir ces pontes, nous disposons, dans chacune des enceintes, une dizaine de pots type "pépiniériste" contenant de la terre maintenue humide (DAGUZAN, 1981). Ces enceintes possèdent également un abreuvoir contenant de la mousse plastique saturée d'eau, deux mangeoires (aliment composé "Sanders") et trois abris (gouttières en PVC).

Les relevés quotidiens de température et d'humidité relative sont assurés par un thermohygrographe enregistreur placé à environ un mètre du sol.

b) Au laboratoire :

Les enceintes d'élevage, en plastique et d'un volume de 0,014 m^3, sont placées dans une pièce climatisée dont les paramètres ont des valeurs fixes correspondant à celles préconisées pour la période de reproduction par DAGUZAN, à savoir : température : 20° + 1°C ; humidité : 80 + 5 % Hr ; photopériode : photophase : 16h / scotophase : 8h.

A l'intérieur de chaque enceinte, nous disposons un abri, deux mangeoires, un abreuvoir ainsi que quatre pots de ponte, chacun étant renouvelé dès qu'un escargot s'y trouve en position de ponte.

2. Le matériel "biologique".

a) Origine et conditionnement des reproducteurs étudiés.

Les escargots adultes utilisés, tous bordés mais d'âge inconnu, proviennent de la Région de RENNES (Bretagne) ; ils ont été ramassés le 30 mars 1983 et se trouvent alors en état d'hibernation; ils le demeurent, dans une chambre froide, jusqu'au 7 avril suivant, date à laquelle ils sont alors placés dans un box dont les caractéristiques climatiques

sont intermédiaires entre celles subies pendant l'hibernation et celles rencontrées pendant la reproduction ; c'est également dans cette pièce qu'ils peuvent recommencer à se nourrir.

Une semaine plus tard, deux lots sont formés : le premier (3 x 35 escargots), destiné à l'étude de la reproduction en conditions expérimentales contrôlées, est placé dans le box décrit précédemment ; le second (3 x 40 escargots) est transféré dans le parc extérieur à un moment qui coïncide parfaitement avec la reprise de l'activité du "Petit-gris" en milieu naturel dans la région rennaise.

b) Méthode d'étude.

Chaque escargot est tout d'abord mesuré (D,d,H) (Fig. 1) à l'aide d'un pied à coulisse au 1/10è de mm, puis numéroté (feutre spécial ou pastilles adhésives) : la date de reprise de l'activité est également enregistrée pour chaque individu. Le cycle reproducteur d'*Helix aspersa* peut être divisé en 5 étapes dont les durées respectives sont les suivantes (BASINGER, 1931 ; HERZBERG et HERZBERG,1962) :

- Manoeuvres préliminaires à l'accouplement environ 30 mn ;
- Accouplement : 4 à 11 h (moyenne : 7 h) ;
- Préparation du nid : 3 à 19 h (moyenne : 9 h)
- Ponte : 3 à 30 h (moyenne : 18 h) ;
- Développement et éclosion des oeufs.

Fig. 1 - Caractéristiques de la coquille de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa).
a : apex ; o : ouverture ; p : péristome ; d : diamètre de l'ouverture ; D : grand diamètre de la coquille ; H : hauteur de la coquille.

Ainsi, nous effectuons deux observations par jour (8h-9h ; 17h-18h), pendant lesquelles les accouplements, pontes et mortalité sont enregistrées. Une erreur par défaut est néanmoins commise quant au nombre d'accouplements. Cependant, plusieurs observations continues sur 24 heures ont permis de constater que la plupart de ces accouplements se déroule pendant le début de la matinée. De plus, le nombre de dards retrouvés lors d'observationsne mentionnant aucun accouplement est très faible (environ 5 par enceinte et par saison de reproduction). Compte-tenu des résultats obtenus par DAGUZAN (1981), nous nous limitons, pour l'observation des pontes, aux huit semaines succédant à la première d'entre elles enregistrée dans l'une ou l'autre des enceintes considérées, soit en conditions expérimentales, soit en conditions naturelles.

Dans ce travail, nous n'envisageons que les paramètres relatifs aux accouplements et aux pontes [rappelons que les taux moyens d'accouplements (respectivement de reproduction) correspondent au nombre d'individus s'étant accouplés (respectivement ayant pondu) par rapport au nombre total d'individus]. Les paramètres concernant l'éclosion (durées d'incubation et d'éclosion, taux de natalité, rendements de reproduction) sont donc ignorés.

RESULTATS.

L'ensemble des résultats est présenté en trois parties, en accord avec le schéma du cycle reproducteur d'*Helix aspersa* (accouplements, pontes, caractéristiques de la ponte). Il s'agit de mettre en évidence d'une part, les liens qui peuvent exister entre chacune de ces parties et d'autre part, les différences observées entre l'activité reproductrice telle qu'elle apparaît en parc extérieur ou en conditions expérimentales contrôlées. Les résultats entre enceintes d'un même lot, lorsqu'ils ne présentent pas de différences significatives entre eux, sont regroupés afin de faciliter les comparaisons entre les lots.

1. Les accouplements.

Plusieurs faits essentiels sont à souligner pour cette phase de la reproduction:

* La reprise de l'activité reproductrice est immédiate en conditions expérimentales contrôlées (Fig. 2). Elle se traduit dès la deuxième semaine par un premier pic du taux hebdomadaire d'accouplements de 43 % (Fig. 4). En conditions naturelles, les premiers accouplements n'interviennent qu'à la fin de la 3ème semaine d'observation (Fig.3), et ce n'est qu'au bout de neuf semaines qu'un taux hebdomadaire maximal de 24 % est enregistré.

* Les escargots soumis aux conditions expérimentales s'accouplent environ deux fois plus qu'en conditions naturelles (Tabl.I). Il faut cependant souligner que les taux moyens d'accouplements ne sont pas significativement différents ($\chi^2 = 3,50 \quad 3,84$).

Tableau I - Importance des accouplements de l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Mül.) obtenus en conditions expérimentales contrôlées et en conditions naturelles.

	Conditions expérimentales (N = 105 escargots)			**Conditions naturelles (N = 120 escargots)**		
Paramètres	A (n = 35)	B (n = 35)	C (n = 35)	A (n = 40)	B (n = 40)	C (n = 40)
Nombre total d'accouplements	66	56	63	35	33	30
Taux moyen (%) d'accouplements	94,3			86,7		
Nombre moyen d'accouplements par individu.	3,3 ± 0,3			1,6 ± 0,1		
Nombre d'individus s'accouplant (%)						
0 fois	5,7			13,3		
1	14,3			40,0		
2	20,0			30,8		
3	16,2			9,2		
4	14,3			4,2		
5	20,0			2,5		
6	5,7			0,0		
7	1,9			0,0		
8	1,9			0,0		

(m ± Sm)

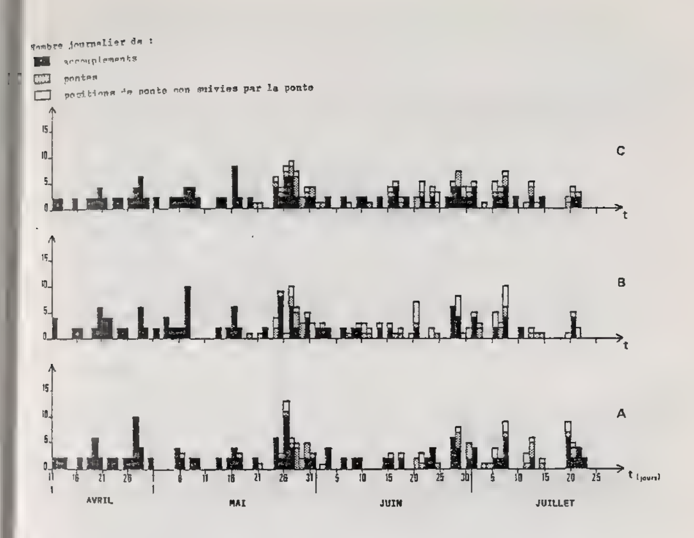


Fig. 2 - Caractéristiques journalières, par enceinte, de l'activité reproductrice des escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller), placés en bâtiment, pendant les 13 semaines d'observations.

* En conditions expérimentales contrôlées, les trois lots d'escargots, libérés de toutes contraintes dues aux fluctuations des variables climatiques, semblent caractérisés par un rythme d'activité commun (Fig.2). Dans le parc extérieur, ce rythme ne paraît pas exister (Fig.3), mais nous avons tenté de cerner l'influence des facteurs climatiques envisagés sur cette phase de la reproduction. Ainsi, une chute brutale du taux d'accouplement est fréquemment liée à une baisse importante de l'humidité relative. La dernière portion de la courbe (du 7 au 20 juillet), caractérisée par des valeurs extrêmes des paramètres climatiques (absence de précipitations, faible taux d'humidité relative, températures très élevées) indique une absence d'activité reproductrice. D'une manière générale, sur l'ensemble de la saison de reproduction, l'accouplement semble cependant être un acte relativement peu dépendant des conditions climatiques.

* Nous cherchons également à savoir si le nombre d'accouplements par escargot peut être proportionnel à la taille de celui-ci, représentée par le grand diamètre (D) de la coquille. Les résultats de l'analyse de variance indiquent une valeur de F égale à 3,33, inférieure à la limite F^{3}_{93} = 4,40 pour 5 % (Tabl. II) ; par conséquent, les moyennes de taille ne

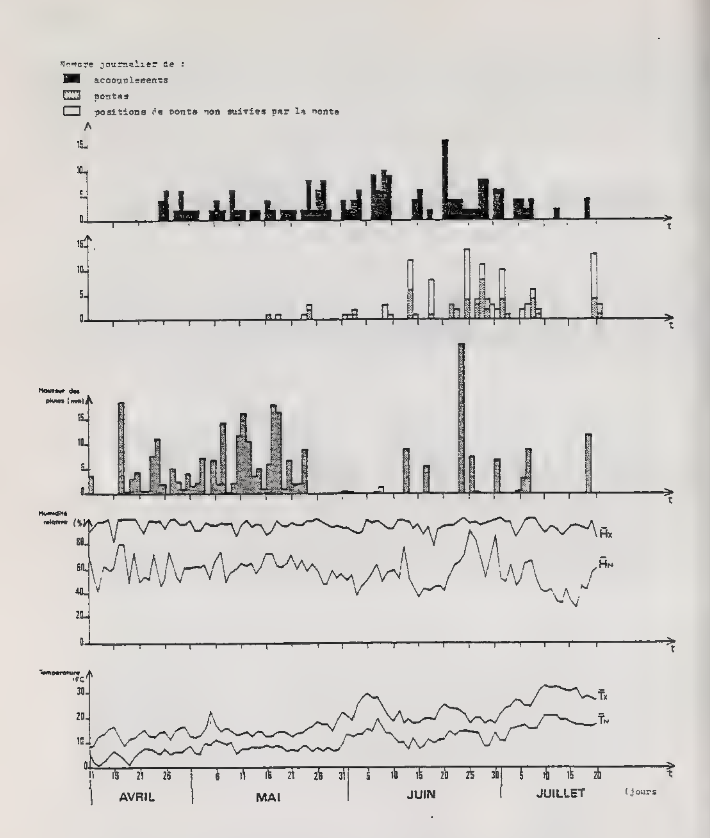


Fig. 3 - Variations journalières des minima (Tm) et maxima (Tx) de température ; minima (Hn) et maxima (Hx) d'humidité relative ; des chutes de pluies ; des nombres d'accouplements ; pontes et positions de pontes non suivies par la ponte, pendant les 15 semaines d'observation en parc extérieur.

diffèrent pas significativement d'une classe d'accouplements à l'autre. Il faut cependant remarquer que les différences enregistrées vont dans le sens d'une augmentation du nombre d'accouplements avec la taille.

Tableau II - Analyse de la variance des grands diamètres de la coquille (D) de l'escargot *Helix aspersa* Müller, en fonction du nombre d'accouplements.

Source de variation	Somme des carrés des écarts	Nombre de degrés de liberté	Variance	F
Interclasse	0,52	5	0,10	3,33
Intraclasse	2,80	93	0,03	
Total	3,32	98		

2. **Les pontes.**

a) Nombre de pontes et positions de pontes.

Il existe des différences importantes entre l'activité de ponte en parc extérieur et celle enregistrée en conditions expérimentales contrôlées (Tabl. III). Les "positions de ponte" correspondent à des individus ayant préparé leur nid (cette phase peut durer plusieurs heures) sans y déposer d'oeufs. Nous pouvons d'ores et déjà observer que cet acte seul n'intervient pas indépendamment de la ponte elle -même (Fig. 2 et 3), autrement dit, il ne semble pas que l'une des contraintes extérieures envisagées influence l'une ou l'autre de ces situations.

C'est environ après 7 semaines d'observations que sont enregistrées les premières pontes dans le parc extérieur et au laboratoire (Fig. 2 et 3). Cette activité est également beaucoup plus importante en conditions expérimentales : les 8 semaines de ponte sont caractérisées par deux maxima hebdomadaires, respectivement de 25 et 18 % (Fig.4), alors qu'un seul maximum de 14 % est observé en milieu naturel. De plus, en conditions expérimentales, le rythme d'activité reproductrice semble être confirmé par celui des pontes (Fig.4). Nous pouvons observer 3 phases d'activité intense durant en moyenne une dizaine de jours, séparées par des périodes de repos s'étalant pour leur part sur environ trois semaines. En conditions naturelles, ce rythme n'existe donc pas. En revanche, il apparaît nettement (Fig.3) que les préparations du nid et les pontes sont liées aux précipitations et, plus précisément, à la durée de celles-ci le jour précédant la ponte, comme le montre la régression linéaire multiple suivante :

$$Np = 1{,}09\ tpl + 0{,}2\ hpl + 0{,}03\ Hr + 0{,}23\ tm - 0{,}19\ tM - 3{,}81$$

avec R = 0,87 (coeff. de corrélation multiple)
et R_2= 0,76 (coeff. de "détermination").

où Np = nombre journalier de pontes et positions de pontes,
tpl = durée des précipitations (heures) le jour précédant les pontes,
hpl = hauteur des précipitations (mm) le jour précédant les pontes,

Hr = humidité relative minimale le jour des pontes (en % Hr),
tm = température minimale le jour des pontes (en °C),
tM = température maximale le jour des pontes (en °C).

Tableau III - Résultats relatifs aux pontes de l'escargot *Helix aspersa* (Müller) obtenus en conditions expérimentales contrôlées et en conditions naturelles.

Paramètres	Conditions expérimentales (N = 105 escargots)			Conditions naturelles (N = 120 escargots)		
	A (n = 35)	B (n = 35)	C (n = 35)	A (n = 40)	B (n = 40)	C (n = 40)
Nombre total de pontes	42	33	40	12	18	13
Nombre total de positions de ponte non suivies par la ponte.	20	39	29	29	20	21
Taux moyen de reproduction (%)	74,3			30,8		
Nombre moyen de ponte par individu.	1,1 ± 0,1			0,3 ± 0,1		
Nombre d'individus ayant pondu (%) :						
0 fois	25,7			69,2		
1	43,8			29,2		
2	27,6			1,6		
3	4,8			0,0		

La signification de chaque coefficient de régression partiel est testée selon la méthode préconisée par SNEDECOR et COCHRAN (1984). Nous pouvons ainsi remarquer que seules, les variables tpl et hpl améliorent significativement l'ajustement (au seuil de 0,5 % pour tpl et 5 % pour hpl). Les valeurs t_1 et t_2, fortement correlées entre elles (r = 0,74) semblent avoir des effets, toutes proportions gardées, opposés, ce qui semble logique si l'on se réfère aux travaux de DAGUZAN (1981) qui montrent que la température idéale pour la ponte est d'environ 20°C, t° que tend à atteindre tm au cours de la saison et dont s'éloigne au contraire tM. Notons également que les valeurs extrêmes des trois variables non significatives dans la régression sont cependant néfastes à l'activité de ponte (Fig.2).

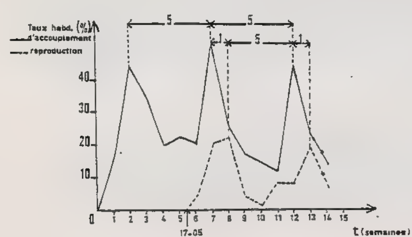


Fig. 4 - Variations hebdomadaires des taux d'accouplements et de reproduction des escargots Petits-gris, placés en bâtiment.

* Sachant que le nombre d'accouplements par individu est significativement plus élevé en conditions expérimentales, nous essayons de voir s'il n'y a pas, compte-tenu des différences très importantes de pontes obtenues en parc ou au laboratoire, de répercussions sur le taux de reproduction des escargots. Pour cela, nous recherchons la relation susceptible d'exister entre le nombre de pontes et le nombre d'accouplements considérés respectivement comme variable qualitative à 3 classes et variable qualitative à 6 classes (Tabl. IV) dans le cadre des expériences menées au laboratoire.

Nous obtenons, pour 10 ddl, un χ^2 égal à 28,42 qui correspond à un risque $0{,}01 > \alpha > 0{,}001$; la liaison est donc hautement significative et peut s'interpréter ainsi: **un escargot pond d'autant plus qu'il s'est accouplé plus souvent.** En conditions naturelles, la conclusion est identique mais les différences observées ne sont pas statistiquement significatives.

Tableau IV - Tableau de contingence établi entre le nombre d'accouplements enregistré pour un escargot Petit-gris *Helix aspersa* (Müller) et le nombre de pontes correspondant (les nombres entre parenthèses correspondent aux effectifs calculés dans l'hypothèse d'indépendance).

Nombre d'accouplements par individu / **Nombre de pontes par individu**	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6 et +**	**Total**
0	(2,58) **8**	(3,61) **5**	(2,92) **3**	(2,58) **1**	(3,61) **0**	(1,72) **0**	**17**
1	(6,97) **5**	(9,76) **13**	(7,90) **9**	(6,97) **5**	(9,76) **10**	(4,65) **4**	**46**
2 ou 3	(5,46) **2**	(7,64) **3**	(6,18) **5**	(5,46) **9**	(7,64) **11**	(3,64) **6**	**36**
Total	15	21	17	15	21	10	99

Connaissant ce résultats et le fait que les rapports pontes/positions de pontes sont beaucoup plus élevés en conditions expérimentales, nous pouvons nous demander si un faible nombre d'accouplements ne serait pas un facteur responsable d'une préparation du nid non suivie par la ponte. Nous ne tenons pas compte, dans les tests suivants, des escargots en position de ponte lors d'une observation et ayant effectivement pondu quelques jours plus tard dans un autre nid, sans accouplement intermédiaire. Nous pouvons dans ce cas supposer que le facteur responsable est la qualité de la terre elle-même (humidité trop importante ou obstacle).

Dans un premier temps, nous pouvons mettre en évidence la liaison existant entre nombre de pontes et nombre de positions de pontes à l'aide d'un nouveau test χ^2 selon le même principe que précédemment. Pour 4 ddl, $\chi^2 = 9{,}49$, ce qui signifie que ces deux variables sont liées, mais avec cette fois, un seuil significatif à 95 %. Il semble donc que les escargots qui pondent le plus sont également ceux qui se limitent le moins souvent à la préparation de leur nid.

Nous testons ensuite la liaison pouvant exister entre le nombre d'accouplements et le nombre de positions de pontes. Ces deux variables s'avèrent être en fait indépendantes en parc extérieur ainsi qu'en conditions expérimentales contrôlées ; les tableaux de contingence semblent cependant indiquer une diminution du nombre de positions de pontes lorsque le nombre d'accouplements augmente.

* Enfin, nous envisageons l'existence d'une relation entre la taille (grand diamètre D de la coquille) de l'individu et le nombre de pontes, mais l'analyse de la variance n'a, dans ce cas également, donné aucun résultat significatif.

b) Nombre d'oeufs par ponte.

Comparaison des résultats obtenus en parc extérieur et au laboratoire.

On constate immédiatement que les escargots ont pondu, en conditions expérimentales, environ trois fois plus d'oeufs qu'en conditions naturelles (Tabl. V). Il faut également remarquer un coefficient de fécondité nettement inférieur dans ces conditions. Mais ces résultats sont des données "brutes" et ne tiennent pas compte de l'évolution possible de l'effectif des oeufs des pontes au cours de la saison de reproduction. Pour résoudre ce problème, nous regroupons les pontes selon la semaine au cours de laquelle elles ont été déposées, puis nous comparons les moyennes de leur nombre d'oeufs, à l'aide d'un test H de KRUSKALL et WALLIS; en conditions expérimentales comme en conditions naturelles, des différences significatives sont enregistrées ($\alpha = 5$ % en parc extérieur, $\alpha < 0,01$ % au laboratoire), et il est intéressant de remarquer que les moyennes les plus basses (de 40 à 50 oeufs par ponte) correspondent à des périodes où les pontes sont peu nombreuses, et, à l'inverse on constate que le nombre d'oeufs par ponte est plus important (de 90 à 110 oeufs) les semaines où les pontes sont nombreuses. Il n'y a donc pas de relation linéaire entre le nombre d'oeufs par ponte et le nombre de jours écoulés depuis la reprise de l'activité reproductrice, mais une succession de périodes de forte et faible intensité dont le rythme se calque grossièrement sur celui de l'activité reproductrice globale en conditions expérimentales, sur celui des conditions optimales pour la ponte en parc extérieur.

Tableau V - Principaux résultats relatifs aux oeufs pondus par les reproducteurs placés en parc extérieur ou en bâtiment, pendant les 8 semaines de ponte.

Paramètres	**Conditions expérimentales (N = 105 escargots)**	**Conditions naturelles (N = 120 escargots)**
Nombre total d'oeufs recueillis.	8801	3132
Nombre moyen d'oeufs par individu mis en reproduction.	85,7 ± 5,9	26,0 ± 4,0
Coefficient de fécondité.	100,3 ± 6,8	78,8 ± 5,4

(m ± Sm)

Variations "individuelles" en conditions expérimentales contrôlées.

Il est possible en conditions expérimentales, de savoir s'il existe une relation entre le nombre d'oeufs de la ponte d'un individu, et le nombre de pontes qu'il a déposées. Pour cela, nous rangeons les pontes en 3 catégories :

1. ponte unique au cours de la période de reproduction,
2. première ponte d'escargots qui ont pondu au moins 2 fois,
3. dernière ponte d'escargots qui ont pondu au moins 2 fois.

Ensuite, nous comparons 2 à 2 les moyennes obtenues, grâce au calcul de l'écart-réduit. Les résultats sont les suivants :

M_1 = 102,7 $\pm$ 30,1 oeufs/ponte ; $\varepsilon\, M_1/M_2$ = 0,73 $\neq$ non significative,
M_2 = 107,4 $\pm$ 23,1 oeufs/ponte ; $\varepsilon\, M_2/M_3$ = 3,20 $\neq$ hautement significative $(0{,}01 > \alpha > 0{,}001)$
M_3 = 87,3 $\pm$ 22,8 oeufs/ponte; $\varepsilon\, M_1/M_3$ = 2,3 $\neq$ significative $(0{,}05 > \alpha > 0{,}02)$.

Il s'avère par conséquent que le nombre d'oeufs des dernières pontes déposées est significativement inférieur à celui de toutes les autres pontes, lesquelles sont, pour leur part, sensiblement identiques. Pour tenter de cerner l'origine des variations individuelles enregistrées, nous incluons dans une nouvelle régression multiple, les trois facteurs qui nous paraissent essentiels pour la détermination du nombre d'oeufs par ponte (N_1). Il s'agit, pour les pontes uniques ou premières pontes d'escargots en ayant pondu plusieurs, de :

D = grand diamètre de la coquille (en mm),

t_1 = durée de l'intervalle séparant le premier accouplement et la première ponte (en jours) au cours de la période de reproduction.

t_2 = durée de l'intervalle séparant le dernier accouplement de la première ponte (en jours).

L'équation de la régression multiple est alors :

$$N_1 = 0{,}59\ D + 0{,}12\ t_1 - 0{,}34\ t_2 - 65{,}8$$

avec $R^2 = 0{,}52$ ($R = 0{,}72$)

Erreur type d'estimation : 12,7 (≈ 13).

Le test de signification des coefficients de régression partiels nous indique une amélioration de l'ajustement pour chacune des variables au seuil de 2,5 % pour t_1 et t_2 et 0,5 % pour D. Néanmoins, il convient de noter que cette régression n'explique qu'un peu plus de 50 % de la variance de N_1. Nous pouvons malgré tout remarquer l'importance de la taille (grand diamètre de la coquille) sur le nombre d'oeufs par ponte, ainsi que le rôle opposé des variables t_1 et t_2 qui peut se justifier de la manière suivante : plus t_1 est important, plus globalement, le nombre d'accouplements entre le 1er accouplement et la ponte correspondante est élevé ; en outre, plus t_2 est court, plus il y a d'accouplements avant la ponte. Cette interprétation est, en fait, basée sur l'observation, car l'analyse de variance destinée à tester l'influence du nombre d'accouplements précédant la ponte sur le nombre d'oeufs de cette ponte n'a pas apporté de résultats significatifs ; la régression fournit donc, de manière indirecte et non statistiquement significative, la preuve que ce nombre d'accouplements n'est néanmoins pas neutre. Nous utilisons ensuite une méthode identique pour déterminer les principaux facteurs influençant le nombre d'oeufs de la seconde ponte (N_2) des escargots qui en ont pondu plusieurs. Cinq variables sont alors introduites :

D = grand diamètre de la coquille (en mm),

N'_1 = nombre d'oeufs de la première ponte,

t'_1 = durée de ntervalle séparant le premier accouplement enregistré après la première ponte de la seconde ponte (en jours),

t'_2 = durée de l'intervalle séparant le dernier acccouplement de la deuxième ponte (en jours),

t_3 = durée de l'intervalle de temps séparant les première et deuxième pontes (en jours).

L'équation de la régression multiple est la suivante :

$$N_2 = 0{,}49\ D + 0{,}55\ N'_1 + 1{,}63\ t'_1 - 1{,}05\ t'_2 - 0{,}63\ t_3 - 78{,}1$$

avec $R^2 = 0{,}61$ ($R = 0{,}78$)

Erreur type d'estimation : 18,5.

Chacune des variables améliore de façon significative l'ajustement (au seuil de 5 % pour t'_2 et t_3 ; 2,5 % pour t'_1 et D ; moins de 1 % pour N'_1). Il est donc intéressant de noter l'influence très grande du nombre d'oeufs de la première ponte sur celui de la seconde.

DISCUSSION ET CONCLUSION.

Nous n'insisterons que sur les éléments essentiels pour l'explication des différences considérables entre les résultats notés en parc extérieur et au laboratoire, éléments qui semblent conditionner les capacités reproductrices du "Petit-gris". Ces différences peuvent être illustrées par deux chiffres, 26 et 86, qui sont le nombre d'oeufs par individu mis en reproduction respectivement en parc extérieur et en conditions expérimentales contrôlées. Si le nombre d'accouplements n'intervient pas significativement sur ces chiffres, il faut cependant rappeler qu'il est étroitement lié au nombre de pontes. Or, il y a en conditions expérimentales, 2,2 fois plus d'accouplements qu'en conditions "naturelles". Les taux moyens d'accouplements n'étant pas sensiblement différents, cela peut signifier qu'un accouplement ne consiste pas systématiquement en un échange réciproque de spermatozoïdes et que, par conséquent, 2 voir 3 accouplements sont nécessaires pour obtenir une fécondation certaine, ce qui n'est pas le cas en parc extérieur.

Une des raisons invoquées pourrait être la densité, beaucoup plus élevée en conditions expérimentales ; mais de nombreux auteurs (DAN et BAILEY, 1982 ; YOMTOV, 1973) ont noté une diminution globale de l'activité (reproductrice, nutritionnelle, locomotrice) pour de telles densités. Cependant, dans les conditions de notre étude, le nettoyage des enceintes est très fréquent, ce qui évite une surcharge de fécès riches en NH_3 et de mucus inhibant l'activité (DAGUZAN, 1980). De plus, l'alimentation et l'eau sont fournies <u>ad libitum</u> et les pots de ponte sont renouvelés dès qu'ils sont occupés, empêchant ainsi une éventuelle compétition pour les sites de ponte (CARTER et ASHDOWN,1984).

La densité élevée dans ces enceintes a donc pu devenir, au contraire, un facteur favorisant l'activité reproductrice en ce sens qu'elle facilite la recherche d'un partenaire pour l'accouplement. Les conditions climatiques ont une influence non négligeable sur la fréquence des pontes. Les précipitations, lorsqu'elles ne sont pas continues, entraînent une fréquence de pontes importante, ce qui confirme les résultats de WOLDA (1965), WOLDA et KREULEN (1973). Ces conditions interviennent également sur le nombre d'oeufs par ponte puisque les pontes déposées durant les périodes de faible taux de reproduction sont caractérisées par un nombre d'oeufs très inférieur à la moyenne. Remarquons aussi que les positions de ponte, intervenant aux

mêmes moments que les pontes effectives, sont également beaucoup plus nombreuses en parc extérieur et semblent, même si ce résultat n'est pas significatif, liées à un faible taux d'accouplements.

Densité et conditions climatiques optimales peuvent donc expliquer une part importante des différences enregistrées en faveur des conditions expérimentales. Concernant plus précisément le nombre d'oeufs par ponte, il est possible, outre leur influence "ponctuelle", que les conditions climatiques interviennent sur ce paramètre par le biais de l'activité nutritionnelle : si, comme le pensent certains auteurs (WOLDA et KREULEN, 1973), la taille de la ponte est liée à la consommation de certaines substances (protéines digestibles, carbohydrates), il se peut que la différence observée entre les deux coefficients de fécondité soit partiellement expliquée par le fait qu'en parc extérieur, les escargots se nourrissent moins souvent qu'au laboratoire. Les conditions expérimentales du laboratoire ont également permis de constater que la taille des individus est un paramètre dont il faut absolument tenir compte lorsque l'on s'intéresse aux capacités reproductrices du "Petit-gris" ; si cette taille n'intervient pas de manière significative sur les taux d'accouplement et de reproduction, elle influence par contre beaucoup plus le nombre d'oeufs par ponte ; sachant que cette taille est elle-même largement dépendante de la densité de population (WILLIAMSON et Coll., 1976 ; DAN et BAILLY, 1982 ; LUCARTZ et GOMOT, 1985), ce facteur biotique intervient une nouvelle fois de manière indirecte sur la reproduction. Nous pouvons également noter la relation très significative entre le nombre d'oeufs de la première ponte et celui de la seconde. WOLDA (1963) a cependant souligné chez *Cepaea nemoralis* que l'héritabilité des "capacités reproductrices" est très faible, résultat qui n'est pas surprenant, compte-tenu des différences énormes affectant ces capacités selon les conditions auxquelles les animaux sont soumis.

Un paramètre important a, jusqu'à présent, été négligé : il s'agit de la mortalité des reproducteurs. Elle s'élève, à la fin de la période de reproduction à 3,3 % en parc extérieur et 20 % en conditions expérimentales. Là encore, la densité pourrait être mise en cause (TILLING, 1985), mais il semble logique de penser que cette mortalité excessive serait plutôt due à l'épuisement des escargots placés en conditions de reproduction intensive.

En insistant sur le fait que tous ces résultats devront être confirmés, nous pouvons finalement conclure que l'activité et les capacités reproductrices de *Helix aspersa* sont étroitement liées aux conditions climatiques subies par les animaux, ainsi qu'à la taille de ces derniers. Il serait donc intéressant d'étudier cette activité sur des escargots d'origine géographique distincte, par conséquent soumis, avant leur capture, à des caractéristiques climatiques complètement différentes, cette étude étant associée à la recherche de différences éventuelles affectant la taille des animaux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

ANGEL, P.,1903.- Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. Biol., 19 :389-652.

BASINGER, A.J., 1931.- The european brown snail in California. Report. Calif. Agric. expert. Stat. Bull., 515, Univ. Californy, Printing Office, Berkelly, Californy : 20 pages.

BONNEFOY, C., DERAY, R. et GOMOT, L.,1983.- Action de lumières de longueurs d'onde différentes sur la reproduction de l'escargot Helix aspersa Müller. C. R. Soc. Biol., 177, n°4 : 504-512.

CARTER, M.A., ASHDOWN, M., 1984.- Experimental studies on the effects of density, size, and shell colour and banding phenotypes on the fecondity of Cepaea nemoralis. Malacologia, 2 : 291-302.

CHARRIER, M., 1980.- Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse de Doctorat de 3ème cycle, Université de RENNES I, 329 pages.

COURTOT, A.M., et GOMOT, L., 1982.- Les stades de l'organogenèse et la cyto-différenciation de la glande à albumen de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller ; reproduction et éclosion des jeunes en bâtiment chauffé et contrôlé Doc. Techn., ITAVI.

DAGUZAN, J., 1981.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). I. Reproduction et éclosion des jeunes en bâtiment et en conditions thermohygrométriques contrôlées. Ann. Zootechn., 30 (2) . 249-272.

DAN, N. and BAILEY, S., 1982.- Growth, mortality and feeding rates of the snail Helix aspersa at different population densities in the laboratory, and the depression of activity of helicid snails by other individuals, or their mucus. J. Moll. Stud., 48 : 257-265.

GOMOT, L., 1973.- Endocrinologie de la sexualité et de la reproduction chez les Pulmonés Stylommatophores. Malacologia, 22 (1-2) : 115-119.

GRIFFOND, B. ET BRIDE, J.,1985.- Contribution à l'étude de l'embryogenèse de l'appareil génital d'Helix aspersa ; mise en évidence de la participation de deux types cellulaires à l'édification de la gonade. Reprod. Nutr. Dévelop., 25 (1 A) : 141-152.

GUEMENE, D., 1981.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller : recherches sur les conditions optimales de ponte, d'incubation et d'éclosion. D.E.A. special. Agron., RENNES.

GUEMENE, D. et DAGUZAN, J., 1982.- Variations des capacités reproductrices de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore), selon son origine géographique. I. Accouplement et ponte. Ann. Zootechn., 31 (4) : 369-390.

GUEMENE, D. et DAGUZAN, J., 1983.- Variations des capacités reproductrices de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore) selon son origine géographique. II. Incubation des oeufs et éclosion des jeunes. Ann. Zootechn., 32 (4) : 525-538.

GUYARD, A., 1970.-Infrastructure des gonocytes au cours de la differenciation de l'ovotestis d'Helix aspersa Müller. Journ. microsc.,11 :64.

GUYARD, A., 1971.- Etude de la differenciation de l'ovotestis et des facteurs contrôlant l'orientation sexuelle des gonocytes de l'escargot Helix aspersa Müller. Thèse de Doct. ès Sciences, BESANCON.

HERZBERG, F. et HERZBERG, A., 1962.- Observations on reproduction in Helix aspersa. Ann. Midl. Nat., 68 : 297-306.

LE GUHENNEC, M. 1985.- Etude de l'influence, de la lumière sur la croissance et la reproduction de l'escargot Petit-gris Helix aspersa (Müller). (Gastéropode, Pulmoné, Stylommatophore) Doct. Université de RENNES, 310 pages.

LE GUHENNEC, M. et DAGUZAN, J., 1983.- Rôle de la lumière sur la reproduction de l'escargot Petit-gris Helix aspersa (Müller). C. R. Acad. Sci., Paris. 297 : 141-144.

LUCARZ, A. et GOMOT, L., 1985.- Influence de la densité de population sur la croissance diamétrale et pondérale de l'escargot Helix aspersa Müller dans différentes conditions d'élevage. J. Mollusc. Stud., 51 : 105-115.

MEISENHEIMER, J., 1907.- Biologie, morphologie und physiologie der Begattung vorganges un der Eeablage von Helix pomatia L. Zool. Jb. Abt., 1 (25) : 465.

SNEDECOR, G.W., COCHRAN, W.G., 1984.- Méthodes statistiques. ACTA. 6ème édit. de Statistical Methods, Iowa state Univ. Press.

THOMAS, J.D., BENJAMIN, M., 1974.- The effects of population density on growth and reproduction of Biomphalaria glabrata (Jay) (Gastropoda : Pulmonata). J. of An. Ecol.,43 : 31-50.

TILLING, S.M., 1985.- The effects of density and interspecific interaction on mortality in experimental populations od adult Cepaea(Held). Biol. J. Limn. Soc.,24 : 61-70.

WILLIAMSON, P., CAMERON, R.A.D., CARTER, M.A., 1976.- Population density affecting adult shell size of snail Cepaea nemoralis L., Nature, 263 : 496-497.

WOLDA, H., 1963.- Natural populations of the polymorphic land snail Cepaea nemoralis L. Arch. Neerl. Zool., 15 : 381-471.

WOLDA, H., 1965.- The effect of drought on egg production in Cepaea nemoralis (L.). Arch. Neerl. Zool., 16 (3) : 387-399.

WOLDA, H., KREULEN, D.A., 1973.- Ecology of some experimental populations of the land snail Cepaea nemoralis (L.). II. Production and survival of eggs and juveniles. Neth. J. of Zool., 23 (2) : 168-188.

YOM-TOV, Y., 1972.- Field experiments on the effect of population density and direction on the reproduction of the desert snail Trochoïdea seetzeni. J. anim. Ecol., 41 : 17-22.

HALIOTIS, 16 (1987) : 93 - 101

MODALITES DE REPRODUCTION DE L'ESCARGOT *HELIX POMATIA* EN PARC EXTERNE ET EN CONDITIONS HORS SOL CONTROLEES

par

Annette GOMOT, Philippe GOMOT, Armand DERAY

Laboratoire de Zoologie et Embryologie, UA CNRS 040687, Faculté des Sciences, place Leclerc, 25030 Besançon Cedex, France

Centre Universitaire d'Héliciculture, 5 rue Ronchaux, 25000 Besançon, France

ABSTRACT : MODES OF REPRODUCTION IN THE SNAIL *HELIX POMATIA* RAISED EITHER OUTSIDE IN PARKS OR INSIDE UNDER CONTROLLED CONDITIONS.

Adult snails (*Helix pomatia*) collected in May (Franche-Comté region) were put either in outside parks (OP) or in self-cleaning boxes (SCB)*. The lighting conditions were :

- natural lighting (LD : variable) (OP),
- natural lighting completed by artificial light (LD : 18-6) (SCB),
- artificial lighting (LD : 18-6) (SCB).

The reproduction rates (number of egg-laying obtained with 100 snails in 15 weeks) were respectively : exp. 1 = 170 % ; exp. 2 = 195 % ; exp. 3 = 180 %.

These results allow us to conclude that :

- self-cleaning boxes do not disturb the reproduction of *Helix pomatia*,
- artificial long-day photoperiods give acceptable results as compared with those obtained under natural photophases.

Key words : *Helix pomatia*, reproduction, environmental factors.

RESUME :

Des Escargots de Bourgogne ramassés en mai dans la nature (Franche-Comté) sont placés en parcs externes ou en cellules autonettoyantes (CA)**. Les conditions d'éclairement sont les suivantes :

- cas 1 : lumière naturelle en parcs externes,
- cas 2 : lumière naturelle complémentée à 18 h par lumière artificielle (CA),
- cas 3 : lumière totalement artificielle (CA) (photophase de 18 h).

Les taux de reproduction (nombre de pontes obtenues pour 100 géniteurs en 15 semaines) s'établissent respectivement pour les cas 1, 2, 3 à 170 %, 195 %, 180 %. Au vu de ces résultats, il apparaît que :

- les cellules autonettoyantes conviennent bien à la reproduction de cette espèce,
- la lumière totalement artificielle sous photophase longue donne des résultats un peu moins bons qu'avec apport de lumière naturelle, mais les valeurs demeurent très acceptables.

En conclusion, technologie et méthodologie de l'élevage mises au point à Besançon donnent de bons résultats concernant la reproduction de cette espèce difficile à maîtriser.

Mots clés : *Helix pomatia*, reproduction, facteurs d'environnement.

INTRODUCTION

Si la reproduction de l'Escargot Petit Gris (*Helix aspersa* Müller) est relativement bien connue et maîtrisée (Stephens et Stephens, 1966 ; Gomot et Enée, 1980 ; Charrier, 1980 ; Bailey, 1981 ; Enée et al., 1982 ; Gueméné et Daguzan, 1982 ; Bonnefoy-Claudet et al., 1983 ; Le Guhennec et Daguzan, 1983 ; Bonnefoy-Claudet et Deray, 1984), nous ne disposons pas de données sur

* Patent n° 80/27741, 29.12.1980.

** Matériel breveté Université de Besançon (brevet n° 80/27741 : 29.12.1980).

ce phénomène chez l'Escargot de Bourgogne (*Helix pomatia*).

Face à la raréfaction de cette espèce en France et en Europe (Wells et al., 1983), nous avons entrepris d'étudier comparativement le cycle et les performances de ponte de cet animal en conditions semi-naturelles (reconstitution d'un biotope limité dans un parc extérieur) et dans un environnement dont tous les paramètres sont contrôlés (reproduction hors sol). Il nous a paru également intéressant de reconnaître si l'origine des animaux joue un rôle dans la reproduction. Ces opérations sont réalisées afin de tenter la domestication progressive de cette espèce en déterminant les principales caractéristiques d'un élevage en claustration.

MATERIEL ET METHODES

1) ANIMAUX

Les géniteurs utilisés pour l'expérience sont récoltés fin mai dans la nature en Franche-Comté dans deux zones d'altitude différente :

- une zone de plaine d'altitude 200 m (série C),
- une zone de moyenne montagne d'altitude 1 000 m (série B).

2) MATERIEL EXPERIMENTAL

a) Parc externe

D'une surface au sol de 10,7 m², il est délimité latéralement par des parois en planches de 40 cm de haut. A l'intérieur, alternent des allées de passage et des bandes de substrat pour la ponte. La terre utilisée à cette fin est issue du biotope de ramassage des reproducteurs (horizon brun de surface : limon argileux moyennement humifère, pH 8). Des mangeoires, abreuvoirs et abris sont répartis dans le parc. Sur le périmètre du parc, on dispose un système anti-fuite réalisé par des bandes de papier ou de plastique imprégnées de produit répulsif "Stopnélix"*.

b) Enceintes de reproduction hors sol

Elles sont du type cellules autonettoyantes utilisées au Centre Universitaire d'Héliciculture de Besançon (Deray, 1980). Un module de reproduction est constitué de 3 cellules d'une surface de 0,5 m² chacune qui communiquent entre elles. Dans la cellule centrale, l'autonettoyage est supprimé et on place un bac de ponte type boîte à Souris** en plastique transparent remplie de terre prélevée dans le biotope des géniteurs.

3) DIFFERENTS PARAMETRES D'ENVIRONNEMENT

a) Photophase

- Pour le parc externe : photopériode naturelle d'été (juin à septembre) (Fig. 1).

- Pour les enceintes hors sol : la photophase est de 18 h, soit de lumière artificielle (tube fluorescent type FT40 MAZDA lumière du jour de luxe), soit de lumière naturelle de la saison (juin à septembre 1985) complémentée artificiellement à 18 h d'éclairement le matin avant l'aube.

b) Température

La reproduction à l'extérieur est soumise aux fluctuations saisonnières de température de notre région (Fig. 2). En enceintes hors sol, la température est constante (20° C).

* Goupe et Fils - Escorneboeuf - 32200 Gimont.

** Iffa Credo - B.P. 109 - 69210 L'Arbresle.

c) Hygrométrie

A l'extérieur, un arrosage quotidien est programmé le soir pour maintenir les animaux en activité. Il est dispensé par 3 buses d'arrosage type horticulture assurant une brumisation fine en parapluie. En conditions hors sol, nous utilisons une hygrométrie de 90-100 % en permanence.

d) Groupement

- En parc extérieur : 23 Escargots au m².
- En conditions hors sol : 12 Escargots au m².

e) Nourriture

Un aliment composé pour Escargot type UCAAB* est distribué *ad libitum* deux fois par semaine dans le parc extérieur et quotidiennement en enceinte hors sol après le nettoyage.

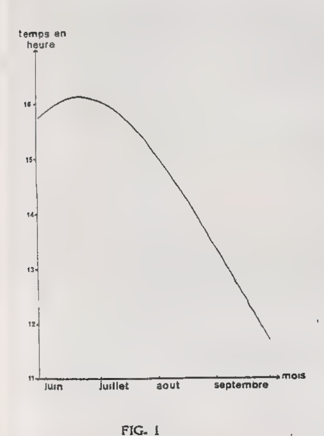


FIG. 1

Evolution de la photophase naturelle de juin à septembre

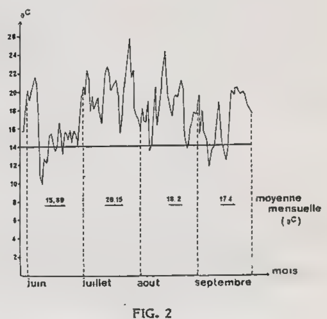


FIG. 2

Evolution de la température de l'air de juin à septembre (moyenne journalière)**

* Union des Coopératives Agricoles d'Alimentation du Bétail - B.P. 19 - Chierry - 02400 Chateau Thierry.

** Données aimablement fournies par la Station Météorologique de l'Observatoire de Besançon.

4) CONDITIONNEMENT DES REPRODUCTEURS (Tableau I)

TABLEAU I

Conditionnement des reproducteurs.

Matériel	Paramètres d'environnement			Origine		Nombre de géniteurs par série
	Hygrométrie	Température	Photophase	C	B	
Parc extérieur	Arrosage quotidien	Naturelles		C1		395
Enceintes hors sol	90-100 %	20 °C	18h éclairement au total : lumière naturelle avec complément de lumière artificielle : éclairage mixte	C2	B2	18
			18h éclairement : lumière artificielle	C3	B3	18

5) OBSERVATIONS REALISEES

Dans le parc extérieur, comme dans les enceintes hors sol, on effectue régulièrement les opérations suivantes :

- Dénombrement des pontes récoltées chaque semaine et détermination du taux de reproduction (nombre de pontes par rapport au nombre de géniteurs placés au départ x 100).

- Comptage du nombre d'oeufs par ponte et détermination du nombre moyen d'oeufs par géniteur :

$$\frac{\text{Nombre moyen d'oeufs par ponte x taux de reproduction}}{100}$$

RESULTATS

1) DEROULEMENT DE LA PONTE DES ESCARGOTS DE PLAINE (ORIGINE C) DANS 3 CONDITIONS D'ENVIRONNEMENT

Dans tous les cas, on note que la ponte n'est pas un phénomène régulier, mais présente une certaine périodicité. Chez les Escargots en parc extérieur (C1 : photopériode et température naturelles), la période de reproduction dure 12 semaines avec deux pics à la 5e et 9e semaines (Fig. 3). Les animaux placés en enceinte climatisée à température et photopériode constantes (C3) commencent à pondre plus rapidement et présentent également deux pics de ponte sensiblement contemporains de ceux de C1 (Fig. 5), mais après un arrêt de la ponte à la 12e semaine (simultané de C1), il se produit un pic de ponte supplémentaire à la 16e semaine. Lorsque les Escargots sont en enceinte climatisée à température constante et soumis à un éclairage mixte (C2), la périodicité est sensiblement modifiée et au lieu de deux pics principaux, on observe six pics successifs qui se succèdent toutes les deux semaines.

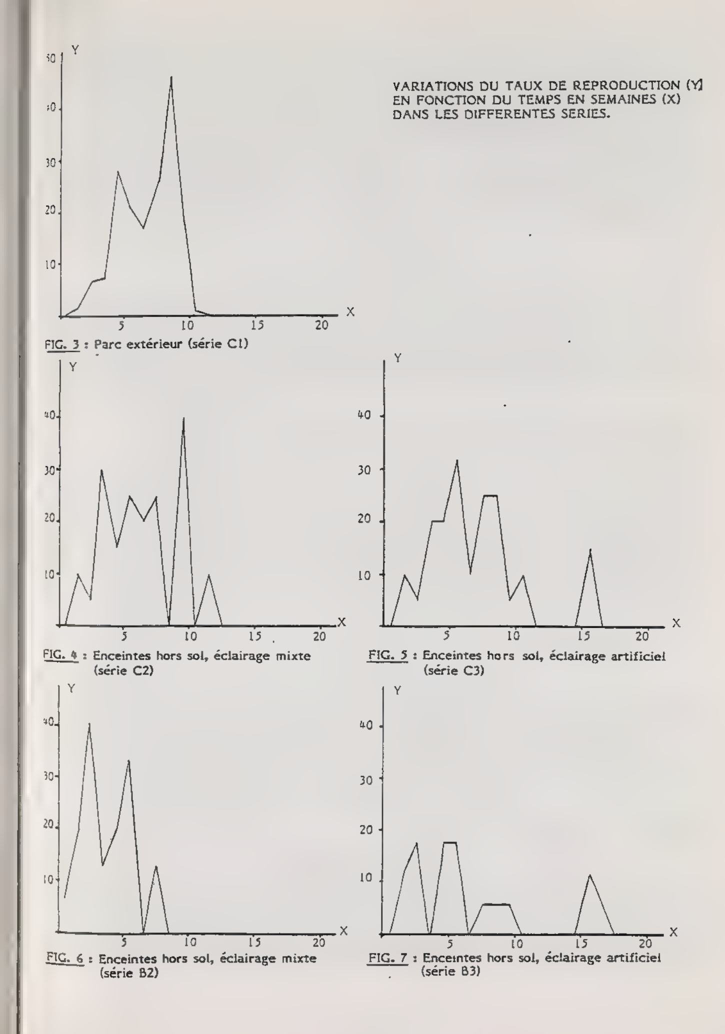


FIG. 3 : Parc extérieur (série C1)

FIG. 4 : Enceintes hors sol, éclairage mixte (série C2)

FIG. 5 : Enceintes hors sol, éclairage artificiel (série C3)

FIG. 6 : Enceintes hors sol, éclairage mixte (série B2)

FIG. 7 : Enceintes hors sol, éclairage artificiel (série B3)

Les taux de reproduction sont sensiblement comparables avec un maximum dans le cas de l'éclairage mixte (Tableau II). La différence la plus remarquable est l'allongement de la durée de la ponte en conditions hors sol qui se traduit par un pic de ponte supplémentaire à la 13e semaine pour C2 (Fig. 4) et à la 16e semaine pour C3 (Fig. 5, Tableau II). Ces pics de ponte tardifs représentent 10 % de la reproduction pour C2 et 15 % pour C3 (Fig. 4 et 5). Dans les trois cas, la moyenne du nombre d'oeufs pondus par géniteur est comparable (Tableau II). En ce qui concerne la mortalité, elle est inversement proportionnelle aux taux de reproduction ; elle est légèrement plus forte (55 %) dans le lot C2 qui a le meilleur taux de reproduction que dans les lots C1 (47 %) et C3 (50 %) qui ont un peu moins pondu.

TABLEAU II

Reproduction de l'Escargot de Bourgogne (saison 1985).

Série	Taux de reproduction (%)	Durée de la ponte (semaines)	Nombre moyen d'oeufs par géniteur	Mortalité (%)
C1	170	10	75	47
C2	195	12	72	55
B2	140	8	68	60
C3	180	15	77	50
B3	100	16	47	35

2) REGIME DE PONTE DES ESCARGOTS DE MOYENNE MONTAGNE (ORIGINE B) EN CONDITIONS CONTROLEES

Les séries B2 et B3 ont en commun trois pics de ponte à la 3e, 6e et 8-9e semaines quel que soit le type de lumière distribué (Fig. 6 et 7). Les animaux placés en lumière artificielle présentent un pic de ponte supplémentaire à la 16e semaine (Fig. 7).

Pour les deux séries, les taux de reproduction atteignent ou dépassent 100 % (Tableau II). Le meilleur résultat est observé pour la série placée sous éclairage mixte. En conséquence, le nombre d'oeufs par géniteur est plus faible pour la série où le taux de reproduction est le moins important. Comme pour les animaux récoltés en plaine, la mortalité est plus élevée dans la série qui a le taux de reproduction le plus fort.

3) COMPARAISON DE LA PONTE DES SERIES D'ORIGINE B ET C

La durée de la ponte est prolongée sous éclairage totalement artificiel constant (18 h de lumière par jour) et ce quelle que soit l'origine considérée : plus 3 semaines pour la série C3 par rapport à la série C2 (Fig. 4 et 5) et plus 8 semaines pour la série B3 par rapport à la série B2 (Fig. 6 et 7 ; Tableau II). Par contre, sous éclairage mixte, la durée de la reproduction est

plus courte pour les Escargots provenant de moyenne montagne (série B2) que pour ceux récoltés en plaine (série C2) (Fig. 4 et 6 ; Tableau II).

Les taux de reproduction des séries d'origine B sont sensiblement moins importants que pour ceux d'origine C quelles que soient les conditions de la claustration hors sol : 140 % contre 195 % sous éclairage mixte et 100 % contre 180 % sous éclairage artificiel.

DISCUSSION - CONCLUSION

Les résultats présentés mettent en évidence l'influence du mode de distribution de la lumière sur la durée de la reproduction et suggèrent une interférence entre la photopériode et la température.

L'observation du comportement de ponte d'Escargots de plaine montre que la durée de ponte la plus courte (10 semaines) est observée pour les animaux soumis aux conditions naturelles d'éclairement et de température (Fig. 1 et 2). Les géniteurs placés en lumière artificielle et température constante ont la durée de ponte la plus longue (15 semaines). Ces animaux échappent aux variations saisonnières d'un ensemble de facteurs d'environnement naturels (température, quantité et qualité de lumière...) et prolongent leur cycle de reproduction. Quant aux géniteurs recevant un éclairage mixte, ils ont une durée de ponte d'une valeur intermédiaire (12 semaines) entre celles des deux cas envisagés précédemment.

L'allongement de la durée de la ponte par un éclairage artificiel de jour long (18 h de lumière) et température constante (20° C) est également net pour les animaux de moyenne montagne. Dans des conditions de température identiques, les animaux font probablement une discrimination entre lumière artificielle et lumière naturelle qui présentent une variation journalière d'intensité ; l'évolution de cette variation au cours de la saison (diminution de la photopériode) pourrait être responsable de l'arrêt de la reproduction. Cette observation n'exclut pas l'intervention de la température qui doit être en partie responsable des durées de reproduction toujours supérieures dans les enceintes hors sol quel que soit le type de lumière distribué. Ainsi, le déterminisme de la ponte dépendrait de l'interaction entre la photopériode et la température, comme cela a été constaté chez *Lymnaea stagnalis* (Joosse, 1984) ou chez *Helix aspersa* (Gomot et Gomot, résultats non publiés). Cependant, même lorsque la période de ponte peut être prolongée de quelques semaines par le maintien d'une photophase longue et d'une température favorable (20° C), celle-ci est limitée dans le temps, ce qui montre l'existence d'un programme endogène de reproduction.

Les conditions expérimentales mises au point ont permis d'obtenir la reproduction continue d'Escargots de Bourgogne pendant 12 à 16 semaines et de constater que la ponte présente un aspect cyclique qui peut être modifié par les conditions de température et d'éclairage. Les enceintes avec éclairage mixte permettent d'obtenir dans le laps de temps le plus court la meilleure reproduction. Un allongement de la période de ponte ne s'accompagne pas toujours d'un taux de reproduction plus élevé. Ceci est constaté quelle que soit l'origine des géniteurs considérée.

Les performances de ponte varient en fonction de l'origine des reproducteurs, comme cela avait été noté chez *Helix aspersa* par Gueméné et Daguzan (1982). Dans l'expérience réalisée, on remarque que les comportements observés dans les deux conditions hors sol ont un aspect similaire quelle que soit l'origine des géniteurs et que les Escargots de moyenne montagne ont une période de reproduction plus courte que ceux de plaine lorsqu'ils ont une perception de la lumière naturelle. Dans ce cas, le comportement correspond à ce qui se passe dans la nature (à savoir, d'une manière générale une période de reproduction plus rapide chez les races de montagne par

rapport à celles de plaine) et le programme de reproduction semble s'exprimer en partie conformément à un cycle endogène.

Le bon taux de reproduction obtenu en parc extérieur montre que cette structure permet bien l'expression d'une induction naturelle programmée chez les Escargots avant leur ramassage. Les modalités de cette induction doivent encore être précisées.

Le matériel et les paramètres utilisés pour la reproduction en hors sol constituent un milieu artificiel qui convient également bien au maintien de l'induction reçue à l'extérieur et qui présente l'avantage d'être soustrait aux aléas climatiques. De plus, il est aisé de réaliser dans un élevage une photophase longue de 18 h d'éclairement de lumière artificielle ou lumière naturelle complémentée à 18 h de lumière au total, une température constante de 20° C et une humidité de 90-100 %. L'entretien et les manipulations sont également facilités par rapport à ceux que nécessitent le parc externe.

Les conditions d'élevage hors sol nous permettent de maîtriser une phase de la reproduction en claustration. Les modalités de développement du tractus génital, de même que l'induction de la reproduction chez les animaux parvenus à l'état adulte, représentent des phases dont nous sommes encore dépendants car elles ont lieu dans la nature. La maîtrise de la croissance en hors sol par l'obtention des premiers adultes de F1 et F2 totalement d'élevage devrait permettre l'étude des paramètres agissant sur la structuration de l'appareil génital et responsables de l'induction de la reproduction.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat ANVAR n° A.84.02.003.I.006.0.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAILEY, S.E.R., 1981. Circannual and circadian rythms in the snail *Helix aspersa* Müller and the photoperiodic control of annual activity and reproduction. J. Comp. Physiol., 142 : 89-94.

BONNEFOY-CLAUDET, R., DERAY, A., et GOMOT, L., 1983. Action de lumières de longueurs d'onde différentes sur la reproduction d'*Helix aspersa* M. C. R. Soc. Biol., 177 : 504-512.

BONNEFOY-CLAUDET, R., et DERAY, A., 1984. Influence de la durée d'hibernation sur l'activité reproductrice de l'Escargot *Helix aspersa* Müller. C. R. Soc. Biol., 178 : 442-449.

CHARRIER, M., 1980. Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'Escargot Petit Gris *Helix aspersa* Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse Doctorat 3e cycle, Rennes.

DERAY, A., 1980. Structure et vocation du Centre Universitaire d'Héliciculture de Besançon. Haliotis, 10 : 53-54.

ENEE, J., BONNEFOY-CLAUDET, R., et GOMOT, L., 1982. Effet de la photopériode artificielle sur la reproduction de l'Escargot *Helix aspersa* Müller. C. R. Acad. Sci. Paris, 294 : 357-360.

GOMOT, L., et ENEE, J., 1980. Biologie de la reproduction d'*Helix aspersa* Müller : les phases de la croissance et la différenciation sexuelle. Atti Accademia Fisiocritici Siena, 73-85.

GUEMENE, D., et DAGUZAN, J., 1982. Variations des capacités reproductrices de l'Escargot Petit Gris *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore) selon son origine géographique. I. Accouplement et ponte. Ann. Zootech., 31 : 369-390.

JOOSSE. J., 1984. Photoperiodicity, rhythmicity and endocrinology of reproduction in the snail *Lymnaea stagnalis*. In Photoperiodic regulation of insect and molluscan hormones, Pitman. London (ciba Foundation symposium 104).

LE GUHENNEC, M.F., et DAGUZAN, J., 1983. Rôle de la lumière sur la reproduction de l'Escargot Petit Gris *Helix aspersa* Müller. C. R. Acad. Sci. Paris, 297 : 141-144.

STEPHENS, C.J., et STEPHENS, G.C., 1966. Stimulation of egg-laying in the land snail *Helix aspersa*. Nature, 212 : 1582.

WELLS, S.M., PYLE, R.M., et COLLINS, N.M., 1983. *Helix pomatia*. The IUNC Invertebrate Red Data Book, 189-195.

HALIOTIS, 16 (1987) : 103-- 128

LES BILANS ÉNERGÉTIQUES CHEZ LES MOLLUSQUES PULMONÉS

par

Maxime LAMOTTE, Geneviève STERN

Ecole Normale Superieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05

ABSTRACT : THE ENERGY BUDGETS OF PULMONATE MOLLUSCS

Only a few energy budgets are fully known for terrestrial pulmonates molluscs. Yet these animals, abundant in some ecosystems, exhibit great originality as far as their energetics are concerned, as well as a wide diversity related to the size of individuals and the presence or absence of a shell. In slugs, the assimilation efficiency (A/I) is very high for a herbivore since it is between 0.7 and 0.9 or even higher according to some authors. The values are lower for the shelled pulmonates but thev still remain high (0.4 to 0.75). This is apparently strongly related to the food quality. Such high efficiencies could not exist without efficient cellulose degradation. The net growth efficiency (P/A), which is characteristic of the animal's metabolism, is between 0.15 and 0.45. The energy used for shell growth is not always clearly revealed because of the diversity of the results concerning slugs and snails. However, a marked difference was revealed between *Arion rufus* (P/A = 0.39) or *Deroceras reticulatum* (P/A = 0.26) and *Helix aspersa* (P/A = 0.17). The development rate seems to play an important role in this efficiency. Most of the measures of production have neglected to include the mucus which sometimes represents more than 10 per cent. The mucus part may be more important for the species without shells, as well as the smaller species or the ones living in a dry environment. The measurement of mucus production remains the most important gap in the knowledge of energy budgets in molluscs.

Key words : Pulmonates molluscs, ingestion, production, energy budgets.

RESUME :

Peu de bilans alimentaires sont encore connus avec précision chez les Mollusques Pulmonés terrestres. Le fait est d'autant plus regrettable que ces animaux, abondants dans certains écosystèmes, présentent dans le domaine énergétique une grande originalité, ainsi qu'une notable diversité liée à la taille des individus comme à la présence ou à l'absence d'une coquille. Chez les Limaces (*s.l.*) la caractéristique principale du bilan énergétique est la valeur du rendement d'assimilation A/I, remarquablement élevée pour un herbivore puisqu'elle est comprise entre 0,70 et 0,90, supérieure même parfois d'après certains auteurs (?). Les valeurs sont moindres chez les Pulmonés a coquille mais elles restent encore élevées (0,40 à 0,75), en rapport étroit semble-t-il avec la qualité de la nourriture. On conçoit mal de tels rendements sans une efficace utilisation de la cellulose. Le rendement de croissance tissulaire P/A, caractéristique du métabolisme de l'animal, est compris entre 0,15 et 0,45. Il ne met pas toujours bien en évidence le coût de fabrication de la coquille par suite de la diversité des résultats obtenus, tant chez les Limaces que chez les Escargots, mais une différence nette apparaît entre *Arion rufus* (P/A = 0,39) et même *Deroceras reticulatum* (P/A = 0,26) et *Helix aspersa* (P/A = 0,17). La vitesse de développement semble jouer un rôle important sur ce rendement. Le défaut majeur de la production P est de négliger le mucus, qui en représente pourtant plus de 10 p. cent et sans doute même bien davantage dans certains cas. On peut penser que cette part du mucus est plus importante chez les formes sans coquille, et plus importante aussi chez les organismes de petite taille ainsi que chez les especes des milieux secs. La mesure de la production de mucus reste la lacune majeure dans la connaissance des bilans énergétiques des Mollusques.

Mots clés : Mollusques Pulmonés, ingestion, production, bilans énergétiques.

INTRODUCTION

Tout être vivant, toute population, fonctionne comme un système thermodynamique ouvert au travers duquel circule un flux d'énergie.

L'entrée d'énergie dans le système est représentée par les aliments ingérés, que nous appellerons I (parfois notés C, énergie consommée). De cet apport, qui transite par le tube digestif, une partie est rejetée peu après sous forme de fécès, qui constituent l'essentiel de cette partie non assimilée NA des aliments ; la fraction assimilée A est l'apport énergétique réellement consacré au métabolisme de l'animal. Il couvre deux catégories principales de dépenses.

1) Ce sont tout d'abord les dépenses de production P correspondant aux substances organiques nouvelles synthétisées. On peut distinguer parmi elles : les tissus nouveaux correspondant à la croissance des individus (production de croissance P_c), les produits sexuels, gamètes ou embryons (production de reproduction P_r), et les produits éliminés de façon plus ou moins régulière tout au long de la vie comme les phanères, les exuvies et les sécrétions cutanées (production de sécrétions P_s). On peut donc écrire

$$P = P_c + P_r + P_s$$

Les sécrétions représentent, sous la forme de mucus, une part non négligeable de la production chez les Mollusques. Chez les adultes de nombreuses espèces, où la croissance est devenue nulle, la production se réduit à celle des produits sexuels et des sécrétions ; on peut alors écrire $P = P_r + P_s$ et, en dehors de la période de reproduction, la production se réduit même, chez ces animaux, aux seules sécrétions.

2) Les diverses synthèses de substances organiques ne sont possibles qu'à la faveur de réactions exothermiques correspondant au catabolisme de l'animal : ce sont les dépenses d'entretien et d'activité, qui se manifestent par un dégagement de chaleur lié aux phénomènes respiratoires R. L'énergie ainsi perdue par l'organisme et rejetée dans le milieu extérieur sous forme de chaleur peut être estimée à partir de l'oxygène absorbé et du gaz carbonique rejeté par la respiration (thermochimie respiratoire).

En appliquant, non sans quelques approximations, les lois de la thermodynamique (voir discussion dans Wiegert, 1968), on peut ainsi, pour un individu comme pour l'ensemble d'une population, et pour un laps de temps quelconque, décrire les transferts d'énergie par les expressions :

$$I = NA + A \quad \text{et} \quad A = P + R$$

avec $P = P_c + P_r + P_s$ (fig. 1a).

Remarquons toutefois qu'il serait plus exact de considérer aussi parmi les dépenses de l'organisme l'énergie contenue dans les matières organiques de l'urine U. On aurait alors

$$I - F = P + U + R \qquad \text{(Petrusewicz, 1967)}$$

F correspondant aux seuls fécès et P + U + R à l'énergie réellement assimilée.

C'est pour des raisons pratiques -chez de nombreux organismes et notamment chez les Mollusques l'urine ne peut pas être séparée facilement des fécès-, et compte tenu du fait qu'elle ne renferme qu'une quantité faible d'énergie, qu'on emploie habituellement la relation simplifiée qui a été présentée :

$A = P + R$ avec $NA = F + U$ (fig. 1b).

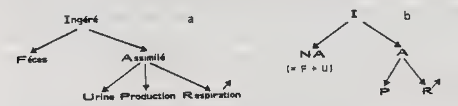


Fig. 1. Schéma des flux d'énergie circulant au travers d'un individu ou d'une population.
a : schéma complet ; b : schéma simplifié usuellement adopté.

Pour caractériser le fonctionnement du système on utilise divers quotients des composantes énergétiques précédentes, et notamment :

I/A, le rendement d'assimilation,

P/A, le rendement de croissance tissulaire, ou rendement net de production,

P/I, le rendement écologique de croissance ou rendement brut de production.

Des représentations graphiques comme celles de la figure 2 font mieux apparaître les caractéristiques du système et facilitent grandement les comparaisons entre espèces.

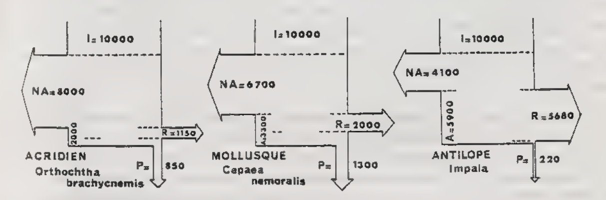


Fig. 2. Représentation graphique des flux d'énergie dans les populations de trois espèces animales herbivores.

Il est également important de rapporter les composants du flux d'énergie au poids de la matière vivante (exprimé en équivalent énergétique) qui en est le siège. On définit ainsi, à l'échelle de l'individu, le taux d'ingestion I/W et le taux de production P/W, dont l'étude aux divers stades de développement apporte des indications intéressantes sur l'activité métabolique de l'espèce. Des taux comparables rapportés à la

biomasse peuvent être envisagés à l'échelle de la population : on parle alors encore du taux d'ingestion I/B et du taux de production ou taux de renouvellement de la biomasse P/B.

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dix huit espèces de Pulmonés terrestres de la zone tempérée, les unes avec et les autres sans coquille, ont fait l'objet d'études plus ou moins poussées touchant à la détermination des bilans d'énergie. De ces espèces, signalons que celles qui avaient été présentées sous le nom générique d'*Agriolimax* sont devenues des *Deroceras*.

I.1. Les bilans énergétiques à l'échelle de l'individu

La plupart des publications (18 sur 24) sont d'ordre physiologique ; elles donnent des résultats relatifs à des individus isolés et font état essentiellement d'expériences de laboratoire, parfois seulement complétées par des travaux de terrain. Les objectifs de ces recherches, aussi bien que les méthodes, voire l'expression des résultats, diffèrent toutefois notablement selon les auteurs.

Tout d'abord, la plupart des études sont limitées à certaines seulement des composantes du bilan et très rares (4 sur 18) sont celles qui tentent une analyse complète des différents termes. Il s'agit de plus, en général, de bilans instantanés et non de mesures cumulées à l'échelle de la vie de l'animal.

Comme on vient de le voir, les relations entre les composantes du bilan d'énergie peuvent s'écrire sous la forme I = NA + A et A = P + R. Faute de déterminer directement tous les termes de l'équation, on doit se contenter d'en mesurer certains et de déduire les autres par le calcul. C'est le cas en particulier pour l'énergie assimilée A. Son estimation peut être faite de deux façons : soit en sommant les valeurs correspondant à la production P et à la respiration R, soit en soustrayant à l'énergie ingérée I celle qui est éliminée sous forme de fécès NA. Les résultats sont susceptibles de différer sensiblement puisque Richardson (1975b), qui a employé les deux méthodes, conclut que la seconde donne chez *Cepaea nemoralis* des estimations supérieures de 10 p. cent environ à la première.

a) La première approche a été adoptée notamment par Mason (1971), Richardson (1975b) et Williamson (1975). Dans le cas des Pulmonés, la mesure de la respiration se révèle très délicate et les résultats difficiles à exploiter. Toujours pratiquée en laboratoire, elle nécessite la prise en compte de l'activité des individus, très variable selon les facteurs externes. Quant aux mesures de production, bien codifiées depuis les travaux faits sous l'égide du PBI (Bourlière et Lamotte, 1967 ; Petrusewicz, 1967 ; Petrusewicz et Mac Fadyen, 1970), il n'est pas toujours simple de les exprimer en poids sec ou en quantité d'énergie, toute dessication interrompant définitivement l'expérience... Il faut donc utiliser des lots d'animaux témoins et établir des lois de régression entre poids frais et poids sec, ou encore poids sec et taille de la coquille dans le cas des Escargots. Beaucoup d'auteurs se contentent malheureusement du seul poids frais de l'animal.

La détermination de la production de mucus, qui n'a le plus souvent pas été

faite, est par ailleurs toujours très incertaine. Pour la même espèce *Cepaea nemoralis*, Richardson (1975b) et Williamson (1975), donnent ainsi des valeurs allant de 8 à 12 p. cent de l'énergie assimilée.

b) C'est plutôt par la relation A = I - NA qu'est en général déterminée l'énergie assimilée, mais des techniques différentes peuvent être utilisées. La plus directe, dite gravimétrique, repose sur la pesée de la nourriture ingérée et des fécès produites. Les poids de matière sèche des aliments sont estimés grâce à des séries d'aliments témoins (Stern, 1969 ; Pallant, 1970 ; Jennings et Barkham, 1975 ; Seifert et Shutov, 1981), ou par des relations entre surface de l'aliment et poids sec (Lazaridou-Dimitriadou et Daguzan, 1978 ; Charrier et Daguzan, 1980a ; Steinberger *et al.*, 1981). Le poids des fécès est obtenu par pesée directe après dessication.

La détermination complémentaire des valeurs énergétiques des substances, parfois improprement qualifiée de "méthode énergétique" par certains, permet seulement d'affiner les résultats. De fait, les rendements d'assimilation peuvent différer sensiblement selon que les éléments du rapport sont donnés en poids ou en équivalents énergétiques car le contenu en cendres d'une part, la composition chimique d'autre part, ne sont pas nécessairement les mêmes pour les aliments et pour les fécès.

Plus sophistiquées, mais applicables au milieu naturel, sont les techniques de mesure des quantités ingérées et excrétées par l'intermédiaire d'un marqueur radioactif (Williamson, 1975). Ce sont là des régressions entre les quantités I, NA et le taux de renouvellement du radioisotope qui sont recherchées en laboratoire.

D'autres techniques utilisant des indicateurs ont été développées pour estimer les rendements d'assimilation d'après de petits échantillons de fécès et non la totalité comme dans les cas précédents. Elles s'appuient sur la mesure de l'accroissement de la concentration d'une substance inerte, non absorbée par le tube digestif. La substance non absorbée peut être une partie de l'aliment lui-même -ainsi en est-il des cendres (Conover, 1966)-, ou un adjuvant artificiel tel que l'oxyde chromique (Corbett *et al.*, 1960 ; Mac Ginnis et Kasting, 1964). De telles méthodes supposent que seule la fraction organique de l'aliment ingéré est soumise à des processus digestifs. Mason (1970a) qui a utilisé préférentiellement une technique de ce type pour les Escargots, considère qu'elle donne des résultats comparables à ceux obtenus par pesées. Cependant, dans bon nombre d'essais la quantité de cendres provenant de fécès était moindre que celle de la nourriture, ce qui suggérerait un transport de matière minérale au travers de l'intestin. Aussi Richardson (1975a) estime-t-il que cette méthode est particulièrement inadéquate pour les Pulmonés à coquille.

I.2. Les bilans énergétiques à l'échelle des populations

L'intégration des résultats individuels à l'échelle de la population présente peu de difficultés pour le taux d'assimilation A/I, car il se trouve que celui-ci ne varie pratiquement pas avec l'âge. Une bonne estimation en sera donc obtenue facilement.

Pour le rendement de croissance tissulaire P/A et le rendement écologique de croissance P/I, il est nécessaire de déterminer la production de la population, ainsi que

la quantité d'aliments qu'elle ingère et qu'elle assimile, valeurs éminemment variables avec l'âge des individus, comme aussi avec les conditions du milieu.

Ces intégrations à l'échelle de la population seront facilitées par l'établissement de relations algébriques entre le poids de l'animal, son âge, son taux de production et sa ration journalière. Il reste alors à tenir compte de l'évolution démographique de la population au cours de l'année, résultat qui ne peut être obtenu que par des études de terrain longues et délicates.

Lorsque la population se compose de cohortes bien individualisées, c'est-à-dire lorsque les pontes ou les naissances sont très groupées dans le temps, la production de la cohorte se détermine grâce à la formule de Bojsen-Jensen (1919) :

$$P = \sum \left[\frac{(n_2 + n_1)(W_1 - W_2)}{2} \right]$$

ou par la méthode d'Allen (1971) qui en dérive directement. Le suivi de la population sur le terrain fournit alors en même temps les effectifs de la cohorte et le poids moyen des individus.

Lorsqu'au contraire les naissances sont étalées dans le temps et ne permettent pas de suivre des cohortes bien individualisées, la détermination de la production repose sur l'emploi du *taux instantané d'accroissement*. Il faut dans ce cas suivre tout à la fois l'évolution démographique de la population au cours des saisons et déterminer conjointement, par des élevages sur le terrain ou à défaut au laboratoire, la courbe de croissance moyenne des individus.

La production de reproduction est déterminée par le poids des oeufs, mais il faut avoir soin de ne pas inclure aussi cette production d'oeufs dans la production de croissance. Quant à la mesure de mucus produit elle pose de bien délicats problèmes non encore résolus parfaitement à ce jour.

II. LE RENDEMENT D'ASSIMILATION A/I

Le rendement d'assimilation correspond à la fraction de l'apport alimentaire qui est digérée dans l'intestin et intervient réellement dans le métabolisme. Il semble normal qu'elle puisse dépendre de la nature des aliments ingérés, plus ou moins riches et plus ou moins digestes, compte tenu de l'équipement enzymatique de l'organisme. On peut se demander aussi le rôle de la température sur ce rendement, et par ailleurs sa variation en fonction de l'espèce considérée.

II.1. Rendement d'assimilation et nature des aliments

Les expériences précises de détermination des rendements d'assimilation conduites à la suite d'une étude qualitative préliminaire de l'alimentation naturelle par analyse des fécès sont peu nombreuses. On peut citer essentiellement celle de Mason (1970a) sur *Discus rotundatus* et *Oxychilus cellarius*, celle de Jennings et Barkham (1975, 1976) sur *Arion ater ater*.

Chez le petit escargot forestier *Discus rotundatus*, de la famille des Endodontidae, il existe une certaine diversité des valeurs de A/I en fonction tant des diverses espèces de feuilles vivantes consommées -Mercuriale, Ortie, Circée- que des diverses li-

tières de feuilles mortes -Charme , Châtaignier , Hêtre, Chêne ou Erable- (tabl. I). Les rendements d'assimilation apparaissent en moyenne meilleurs avec la litière qu'avec les feuilles vivantes, traduisant peut-être aussi une valeur alimentaire des feuilles d'arbres supérieure au départ à celle des herbes proposées.

Tableau I

Rendement d'assimilation A/I et nature des aliments chez les deux petits escargots *Discus rotundatus* et *Oxychilus cellarius*. Individus matures maintenus à 10°C. (D'après Mason, 1970a).

	Aliments		
	Feuilles de Dicotylédones herbacées	Litière de feuilles d'arbres	Vers de terre morts
Discus rotundatus	0,403 (Mercuriale) 0,460 (Circée) 0,477 (Ortie)	0,432 (Erable) 0,458 (Châtaignier) 0,486 (Charme) 0,550 (Hêtre) 0,580 (Chêne)	0,786
Oxychilus cellarius	0,702 (Laitue)		0,869

Très significatif apparaît l'accroissement du rendement lorsque l'aliment est constitué par des cadavres de Vers de terre, c'est-à-dire avec un régime carnivore. Un accroissement également notable a été observé chez un autre petit escargot de litière, *Oxychilus cellarius* (fam. Zonitidae), lorsque le régime passe de la laitue (A/I = 0,702) aux Vers de terre morts (A/I = 0,869).

On retrouve un accroissement important du rendement d'assimilation chez *Arion ater ater* lorsque le régime passe des feuilles d'herbes (A/I = 0,633 à 0,752) aux litières de feuilles d'arbres (0,688 à 0,832) et aux champignons (0,831), plus riches en protéines (tabl. II).

Tableau II

Rendement d'assimilation A/I et nature des aliments chez *Arion ater ater*. Individus matures maintenus à 10°C. (D'après Jennings et Barkham, 1976).

Aliments		
Feuilles de Dicotylédones herbacées	Litière de feuilles d'arbres	Champignons
0,633 (Mercuriale)	0,688 (Sureau)	0,831 (Armillaire)
0,686 (Ortie)	0,771 (Chêne, Erable)	
0,752 (Violette)	0,832 (Charme)	

D'autres espèces ont fait l'objet de recherches tendant à préciser l'influence de l'aliment sur le rendement d'assimilation, mais elles ont été menées de façon moins systématique (tabl. III).

Tableau III

Rendement d'assimilation A/I et nature des aliments chez divers Mollusques Pulmonés. (D'après divers auteurs).

	Aliments				
	Feuilles de Dicotylédones	Feuilles de Graminées	Litière de feuilles d'arbres	Tubercules et racines	Champignons
Deroceras laeve (7)	0,680 (Laitue)				
Deroceras reticulatum (2, 6, 7)	0,760 (Laitue)	0,780 (Dactyle)		0,761 (Carotte) 0,706 (Carotte) 0,719 (Pomme de terre)	
Limax flavus (2)				0,788 (Carotte) 0,776 (Pomme de terre)	
Arion hortensis (2, 7)	0,720 (Laitue)			0,839 (Carotte) 0,874 (Pomme de terre)	
Arion ater rufus (7)	0,789 (Laitue) 0,768 (Laitue)				
Arion ater ater (3, 4)	0,633 (Mercuriale) 0,686 (Ortie) 0,732 (Violette)		0,688 (Sureau) 0,832 (Charme) 0,771 (Chêne, érable)		0,831 (Armillaire) 0,810 (Agaric)
Helix aspersa (1)	0,717 (Chou) 0,759 (Chou) 0,530 (Laitue)				
Cepaea nemoralis (8)	0,546 (Pissenlit) 0,418 (Plantain) 0,252 (*Poterium*)	0,327 (*Arrhenaterum*) 0,308 (Fétuque)			
Euparypha pisana (5)	0,630 (Laitue)				

(1) Charrier et Daguzan, 1980a
(2) Davidson, 1976
(3) Jennings et Barkham, 1976
(4) Jensen, 1975
(5) Lazaridou et Daguzan, 1978
(6) Pallant, 1970
(7) Stern, diverses publications
(8) Williamson et Cameron, 1976

Chez *Arion hortensis* les tubercules de pomme de terre et les carottes détermi-nent des rendements d'assimilation nettement supérieurs à ceux qui sont observés en ali-

mentant les animaux avec des feuilles d'herbes : 0,839 et 0,874 au lieu de 0,720 avec la laitue. Aucune différence n'apparait en revanche dans le cas de *Deroceras reticulatum* : 0,761 et 0,706 avec la carotte, 0,719 avec la pomme de terre contre 0,760 avec la laitue et 0,780 avec la Dactyle.

Chez *Cepaea nemoralis*, des valeurs très différentes ont été obtenues selon les feuilles d'herbes consommées : 0,327 et 0,308 avec des Graminées, 0,546 avec le Pissenlit, 0,418 avec le Plantain et seulement 0,252 avec le *Poterium*. Cette dernière valeur exceptée, les feuilles de Graminées (*Arrhenaterum* et *Festuca*) paraissent des aliments moins bien utilisés que les feuilles de Dicotylédones.

Chez *Helix aspersa*, Mason (1970a) obtient avec de la laitue un rendement A/I = 0,530 tandis que des valeurs de 0,717 et 0,759 ont été publiées par Charrier et Daguzan (1980a) en utilisant comme aliment du Chou.

II.2. Rendement d'assimilation et température

La mise en évidence de l'action de la température sur le rendement d'assimilation impose évidemment d'expérimenter avec un même type d'aliment. C'est ce qu'ont fait Davidson (1976) sur *Limax flavus* et *Arion hortensis*, Mason (1970a) sur *Discus rotundatus* et Moisa-Grossu (1969) sur *Helix pomatia*.

Davidson a testé quatre niveaux de températures, 5, 10, 15, 20°C, et deux aliments, carotte et tubercule de pomme de terre, Mason trois niveaux, 5, 10, 15°C, en nourrissant ses individus de litière d'Erable, Moisa-Grossu trois niveaux, 5, 15 et 25°C, cette dernière température étant voisine du maximum supportable par l'espèce. Le tableau IV regroupe les différents résultats obtenus.

Tableau IV

Rendements d'assimilation A/I et température. Individus matures de diverses espèces de Mollusques Pulmonés.

	Température				
	5-8°C	8-10°C	13-15°C	18-20°C	23-25°C
Arion hortensis (1)					
carotte	0,851	0,898	0,839	0,944	
pomme de terre	0,931	0,923	0,874	0,858	
Limax flavus (1)					
carotte	0,723	0,776	0,789	0,796	
pomme de terre	0,819	0,748	0,776	0,737	
Discus rotundatus (2)					
litière	0,392	0,455	0,384	-	-
Helix pomatia					
chou	0,863	-	0,833	-	0,784

(1) Davidson, 1976
(2) Mason, 1970a
(3) Moisa-Grossu, 1969

On observe des différences entre les résultats : une baisse de rendement quand la température augmente chez *Arion hortensis* et chez *Helix pomatia*, une relation inverse chez *Limax flavus*, un maximum chez *Discus rotundatus*, c'est-à-dire des relations varia-

bles selon les espèces étudiées et les auteurs.

Les analyses statistiques montrent toutefois que l'effet température est rarement trouvé significatif ; ceci tient peut-être aux méthodes de mesure des paramètres, ou au matériel lui-même dont la variabilité est importante.

II.3. Diversité interspécifique du rendement d'assimilation

Les régimes alimentaires naturels des Pulmonés terrestres, au demeurant mal connus, correspondent à des spectres très larges d'espèces végétales et comprennent aussi bien des feuilles de plantes herbacées du sous-bois que des champignons et des feuilles d'arbres plus ou moins décomposées. Or les élevages n'ont jamais été conduits qu'avec un nombre très limité d'aliments. Par ailleurs la diversité des conditions d'expérimentation des auteurs rend souvent délicate l'utilisation des résultats publiés.

Nous avons néanmoins réuni dans le tableau V un ensemble de données relatives à des individus matures maintenus entre 10 et 15°C et nourris avec des types d'aliments plus ou moins équivalents, permettant donc une comparaison valable.

Tableau V

Rendement d'assimilation A/I chez quelques espèces Pulmonés avec et sans coquille.

Aliment	Mollusques sans coquille	A/I	Mollusques avec coquille	A/I
Feuilles de laitue	*Deroceras laeve* (1)	0,680	*Helix aspersa* (2)	0,530
	Deroceras reticulatum (1)	0,760	*Euparypha pisana* (3)	0,630
	Arion hortensis (1)	0,720	*Oxychilus cellarius* (2)	0,700
	Arion ater rufus (1)	0,770		
Feuilles de plantes herbacées de sous-bois	*Arion ater ater* (4)		*Discus rotundatus* (2)	
	Mercuriale	0,633	Mercuriale	0,403
	Ortie	0,686	Ortie	0,477
	Violette	0,752	Circée	0,460
Litière fraîche de feuilles d'arbres	*Arion ater ater* (4)		*Discus rotundatus* (2)	
	Sureau	0,688	Sureau	-
	Charme	0,832	Charme	0,486
	Erable	0,771	Erable	0,432
			Chêne	0,580
			Châtaignier	0,458
			Bradybaena fruticum (5)	
			Tilleul	0,550
			Sobania [redacted] (5)	
			Tilleul	0,520

(1) Stern, diverses publications
(2) Mason, 1970a
(3) Lazaridou et Daguzan, 1978
(4) Jennings et Barkham, 1976
(5) Seifert et Shutov, 1981

Il apparaît que, quels que soient les aliments, articiels comme les feuilles de laitue, naturels comme les plantes herbacées de sous-bois ou les litières des feuilles d'arbres, les rendements des espèces sans coquille sont, en moyenne, plus élevés que ceux des espèces à coquille. Ainsi, les Limaces assimilent en moyenne 73 p. cent des limbes de laitue ingérée, les Escargots 62 p. cent seulement. Dans les expériences de consommation d'herbes de sous-bois -Mercuriale, Ortie, Circée-, le rendement moyen est de 0,69 chez *Arion ater*, 0,45 chez *Discus rotundatus* ; dans celles relatives aux litières, de 0,76 pour la première, 0,49 pour *Discus* et des rendements comparables sont publiés pour d'autres Pulmonés à coquille, comme *Bradybaena fruticum* et *Eobania vermicularis*, avec des valeurs de 0,55 et 0,52 respectivement.

II.4. Conclusion

Très éclectiques dans leur régime alimentaire, la plupart des Pulmonés terrestres des forêts et prairies tempérées ont, lorsque la nourriture est riche en protéines comme c'est le cas pour les Champignons et les Vers de terre, des rendements d'assimilation très élevés, du même ordre de grandeur que de véritables carnivores. Les rendements sont encore élevés avec des aliments riches en éléments digestibles -sucres solubles, amidon- et donc relativement pauvres en cellulose, comme les carottes et les pommes de terre. Ils restent assez bons avec des feuilles vertes et aussi des feuilles de litière d'arbres vraisemblablement enrichies en azote par la présence de champignons.

Ces rendements élevés sont sans doute liés au riche équipement enzymatique qui a été mis en évidence chez quelques espèces étudiées de ce point de vue, *Helix aspersa*, *Arion ater*, *Deroceras reticulatum* notamment. Les rendements d'assimilation, par ailleurs, ne semblent pas dépendants, ou en tout cas fort peu, de la température du milieu.

Enfin les comparaisons qui ont pu être faites montrent que les espèces sans coquille -les Limaces- on un rendement A/I sensiblement meilleur que celui des Escargots, formes avec coquille.

III. TAUX D'INGESTION I/W

La quantité d'aliments consommée par un animal dépend évidemment beaucoup de sa taille, et plus précisément de son poids. Aussi est-il souhaitable, pour permettre des comparaisons entre régimes alimentaires, entre conditons diverses du milieu, entre espèces différentes, de considérer le taux d'ingestion I/W de l'individu, défini pour un laps de temps donné, la journée par exemple.

III.1. Taux d'ingestion et nature de l'aliment

Deux espèces ont fait dans ce domaine l'objet d'une étude précise accompagnée d'une analyse statistique relativement complète qui permet d'apprécier les différences réellement significatives : il s'agit de la Limace *Arion ater ater* et du petit Escargot *Discus rotundatus*. Les données sont malheureusement exprimées par le rapport de la quantité d'aliment en milligrammes de poids sec au poids frais de l'animal (exprimé en grammes) de sorte que des calculs manquant parfois de sécurité sont nécessaires pour obtenir un taux d'ingestion utilisant la même unité pour les deux termes du rapport.

Sur *Arion ater ater*, Jennings et Barkham (1976) ont expérimenté avec sept aliments différents : cinq sont constitués par des feuilles fraîches de Dicotylédones de sous-bois (Mercuriale, Ortie, Violette, Lierre terrestre et plantules de Charme), un formé de litière de feuilles mortes de Sureau (*Sambucus*) et un de champignons (tabl. VI). Compte tenu de la teneur en eau du corps étudiée par ailleurs, il a été possible de transformer les données brutes en taux d'ingestion exprimé en n'utilisant que des poids secs (mg mg^{-1} j^{-1}).

Tableau VI

Variation du taux d'ingestion journalier I/W en fonction de la nature de l'aliment chez *Arion ater ater* mature. (D'après les données de Jennings et Barkham, 1976).
a : données de l'auteur -en mg de matière sèche d'aliment par g de matière fraîche de Limace ; b : données transformées -en mg de matière sèche d'aliment par mg de matière sèche de Limace.

	Feuilles de Lierre terrestre	Feuilles de Mercuriale	Feuilles d'Ortie	Feuilles de Violette	Feuilles de Charme	Litière de Sureau	Champignons
a)	1,59	3,42	3,13	3,27	2,55	4,75	13,87
b)	0,010	0,022	0,021	0,021	0,017	0,031	0,091

Les feuilles tendres des espèces de Dicotylédones herbacées (Mercuriale, Ortie et Violette) conduisent à un taux d'ingestion de 0,021 mg mg^{-1} j^{-1} ; aux feuilles de Lierre terrestre ne correspond en revanche qu'un taux nettement plus faible de 0,010 mg mg^{-1} j^{-1}, tandis que la litière de Sureau permet au contraire un taux plus élevé de 0,031 mg mg^{-1} j^{-1}, les Champignons conduisant, eux, au taux record de 0,091 mg mg^{-1} j^{-1}.

Avec *Arion ater rufus*, Stern (1969) a obtenu des valeurs du même ordre de grandeur en nourrissant ses animaux avec de la laitue : les taux d'ingestion vont de 0,029 en dehors de la période de reproduction à 0,064 en période de ponte.

Sur le petit escargot *Discus rotundatus*, Mason (1970a) a comparé les taux d'ingestion à 10°C de deux séries d'aliments : des feuilles de Dicotylédones herbacées et des litières de feuilles d'arbres. Il observe un taux d'ingestion particulièrement faible (0,019) avec des feuilles de Circée, meilleur avec la Mercuriale (0,052) et surtout l'Ortie (0,102), meilleur encore avec la plupart des litières de feuilles d'arbres, tout spécialement le Chêne (0,14), le Châtaignier (0,16) et surtout l'Erable (0,21). On a rappelé dans le tableau VII les valeurs rapportées au poids total de l'animal (coquille et matière vivante) et les valeurs correspondantes exprimées en poids sec sans cendre de l'animal (donc sans coquille) et de l'aliment, compte tenu de la teneur en eau du corps et du poids de la coquille.

D'autres résultats ont été obtenus, mais de façon moins coordonnée, sur la variation du taux d'ingestion en fonction du type d'aliment.

Tableau VII

Variation du taux d'ingestion journalier en fonction de la nature de l'aliment chez *Discus rotundatus*. (D'après Mason, 1970a).

	Feuilles de Circée	Feuilles de Mercuriale	Feuilles d'Ortie	Litière de Charme	Litière de Hêtre	Litière de Châtaigner	Litière de Chêne	Litière d'Erable
a)	0,81	2,38	4,40	2,53	3,01	6,88	6,00	9,19
b)	0,019	0,052	0,102	0,06	0,07	0,16	0,14	0,21

Chez la Limace *Deroceras reticulatum*, ce taux est de 0,09 avec des feuilles de Dicotylédones herbacées (Pallant, 1974 ; Stern, 1975), mais de 0,07 seulement avec des feuilles de Graminées (Pallant, 1974) ; il atteint des valeurs bien plus élevées lorsque l'espèce consomme des organes de réserve : 0,139 avec de la carotte et surtout 1,108 avec des tubercules de pomme de terre (Davidson, 1976).

On retrouve de telles valeurs très élevées du taux d'ingestion avec des tubercules de pomme de terre chez *Limax flavus* (0,463 mg mg^{-1} j^{-1}) et plus encore chez *Arion hortensis* (1,152), tandis que les carottes n'entraînent chez ces espèces qu'un taux d'ingestion dix fois moindre : 0,054 chez *Limax flavus* et 0,104 chez *Arion hortensis* (Davidson, 1976).

Les mesures faites sur *Cepaea nemoralis* montrent un taux d'ingestion des feuilles de Graminées plus faible (0,042 avec *Arrhenaterum*, 0,033 avec *Festuca*) que celui des feuilles de Dicotylédones : 0,086 avec *Leontodon*, 0,087 avec *Plantago*, 0,068 avec *Poterium* (Williamson et Cameron, 1976).

A l'échelle de l'année, les valeurs indiquées vont de 3,5 (= 0,01 par jour) à 12 (= 0,033 par jour), 32 (0,09) et même 400 (1,152) pour *Arion hortensis* nourri de pomme de terre mais on ne devrait considérer à cette échelle que des aliments constituant le régime naturel des espèces et susceptibles d'être consommés toute l'année. On peut penser que les valeurs seraient alors de l'ordre de 10 à 30.

III.2. Taux d'ingestion et température

Plusieurs expériences conduites avec méthode par différents auteurs apportent des données précises sur les variations du taux d'ingestion I/W en fonction de la température chez diverses espèces de Pulmonés.

Davidson (1976) en particulier a étudié deux espèces de Limaces au stade adulte, l'une de grande taille, *Limax flavus*, l'autre de plus petite taille, *Arion hortensis*, à quatre températures différentes, 5, 10, 15 et 20°C, dans chaque cas avec deux types d'aliments, la carotte et la pomme de terre.

Le tableau VIII résume les résultats obtenus sur le taux d'ingestion journalier exprimé en mg de matière sèche consommée par mg de limace (en poids sec) et par jour.

On observe chez les deux espèces nourries de carottes un net accroissement du taux d'ingestion lorsque la température s'élève, avec un plateau toutefois entre 15 et 20°C dans le cas de *Limax flavus*. Avec le régime de tubercule de pomme de terre, les va-

riations relatives sont bien plus faibles et aussi plus irrégulières puisque pour *Limax flavus* un maximum existe à 15°C et un minimum à 10°C, tandis que pour *Arion hortensis* les minimums se situent à 5 et 15°C, le maximum à 20°C.

Tableau VIII

Variation du taux d'ingestion journalier I/W en fonction de la température chez différentes espèces d'après les données de divers auteurs (en mg d'aliment sec par mg d'animal sec et par jour).

	Température (°C)				
	5-8	8-10	13-15	18-20	23-25
Deroceras reticulatum (1) Laitue		0,049	0,050	0,073	0,044
Limax flavus (2) Carotte	0,026	0,027	0,054	0,055	
Pomme de terre	0,293	0,272	0,463	0,365	
Arion hortensis (2) Carotte	0,063	0,090	0,104	0,166	
Pomme de terre	1,202	1,500	1,150	1,390	
Discus rotundatus (3) Litière d'Erable	0,064	0,174	0,244		
Helix pomatia (4) Chou	0,015		0,032		0,041

(1) Stern, non publié
(2) Davidson, 1976
(3) Mason, 1970a
(4) Moisa-Grossu, 1969

Chez une autre Limace, *Deroceras reticulatum*, nourrie de laitue, Stern (1975 et non publié) trouve un accroissement du taux d'ingestion de 0,049 à 0,073 $mg.mg^{-1}.j^{-1}$ entre 8-10°C et 18-20°C mais une diminution -de 0,073 à 0,044- entre 18-20°C et 23-25°C, cette dernière température apparaissant donc comme supérieure à l'optimum thermique.

Chez les Pulmonés à coquille, Mason (1970a) note pour *Discus rotundatus* un très net accroissement du taux d'ingestion de 0,064 à 0,244 entre 5-8°C et 13-15°C, accroissement que Moisa-Grossu (1969) observe aussi chez *Helix pomatia* entre 5-8°C et 13-15°C -de 0,015 à 0,032- et même jusqu'à des températures plus élevées puisque le taux d'ingestion atteint chez cette espèce 0,04 à 23-25°C.

III.3. Variation interspécifique du taux d'ingestion

Les variations considérables du taux d'ingestion journalier tant avec le régime alimentaire qu'avec les conditions de milieu, rendent délicates les comparaisons entre espèces, peu d'expériences ayant été conçues d'emblée pour les mettre en évidence.

Il est pourtant intéressant de rechercher une relation entre le taux d'ingestion et la taille des espèces, mais seules les études faites sur des espèces à régimes alimentaires voisins et élevées dans des conditions de milieu identiques peuvent être prises en compte.

Des expériences de mesure d'ingestion conduites sur quatre Pulmonés sans coquille, *Deroceras laeve*, *D. reticulatum*, *Arion hortensis* et *Arion ater rufus*, durant six semaines à raison d'une mesure par semaine, ont permis de dégager une corrélation intéressante entre le taux journalier moyen d'ingestion d'un stade et le poids moyen du stade


pour une espèce donnée (fig. 3).

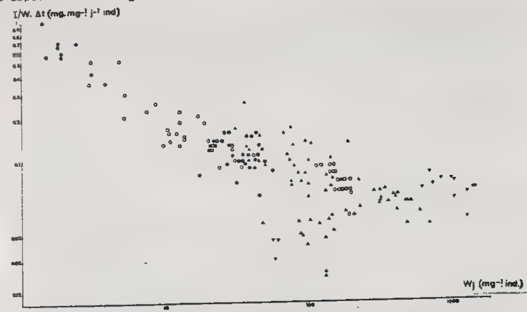


Fig. 3. Variation du taux d'ingestion individuel I/W en fonction du poids W chez quatre espèces de Mollusques Pulmonés à différents stades de croissance.

● *Deroceras laeve* △ *Arion hortensis* ▲ *Arion ater rufus* juvéniles
○ *Deroceras reticulatum* ▼ *Arion ater rufus* matures

Une régression négative entre le logarithme du taux d'ingestion I/W (exprimée en mg $mg^{-1} j^{-1}$) et le logarithme du poids W des individus (en mg) est mise en évidence (Stern, 1983). Ainsi, un Limacidae de petite taille comme *Deroce. laeve* (poids sec moyen d'un adulte W = 30 mg) a un taux d'ingestion très supérieur à celui d'un autre Limacidae, *Deroceras reticulatum*, de taille plus grande (W = 170 mg) : 0,14 au lieu de 0,06 $mg.mg^{-1}.j^{-1}$. Ce dernier a lui-même un taux plus élevé -0,06 au lieu de 0,03 $mg.mg^{-1}.j^{-1}$- que l'Arionidae de grande taille (W = 900 mg) *Arion rufus*. On peut donc conclure que les individus et les espèces de petite taille ingèrent relativement plus que les individus et les espèces de grande taille.

Une telle corrélation entre les logarithmes des taux de respiration et des poids individuels d'espèces différentes avait été signalée depuis longtemps par Zeuthen (1947) pour diverses espèces animales marines et plus récemment par Bayne et Newell (1983) pour les Mollusques Bivalves. Elle traduit donc manifestement une réalité métabolique fondamentale.

Les Pulmonés à coquille n'ont pas donné lieu, à notre connaissance, à de telles comparaisons. Une sélection des données relatives aux taux d'ingestion obtenus avec un régime alimentaire composé de matériel vert frais pour des espèces de tailles diverses permet pourtant d'arriver à des conclusions du même ordre : le taux d'ingestion journalier d'individus d'*Hygromia* (poids sec du corps W = 9,4 mg), de *Cepaea* (W = 100 mg), d'*Euparypha* (W = 200 mg) et d'*Helix aspersa* (1 250 mg) décroissent de 0,15 à 0,03 mg $mg^{-1} j^{-1}$.

IV. BILANS ÉNERGETIQUES ET STADE DE DÉVELOPPEMENT

Les données qui précèdent concernaient des individus adultes. Le stade de développement peut évidemment influer sur les diverses composantes du bilan énergétique et tout spécialement, bien entendu, sur les rendements dans lesquels intervient la production, nécessairement très importante lors de la croissance, encore qu'elle puisse n'être nullement négligeable avec la reproduction.

Il est évidemment difficile de suivre sur un animal à coquille la croissance dans le temps du poids de la matière vivante qui constitue son corps et son équivalent énergétique. Aussi les travaux de ce type ont-ils été surtout réalisés sur des Limaces.

IV.1. Cas du rendement d'assimilation A/I

Travaillant sur *Arion ater rufus*, Stern (1969) a suivi de façon continue durant 52 semaines l'évolution des rendements A/I, P/A et P/I, en conditions ambiantes constantes : T = 14°C, HR = 100, photopériode 12/12 (voir figure 4a). On constate que le rendement d'assimilation varie selon l'âge de façon significative autour d'une valeur moyenne 0,75 : d'abord élevé -0,78- au stade juvénile 1, il subit une baisse nette à la fin de ce stade, passant à 0,73 au stade juvénile et 0,76 au stade adulte. On ne dispose pas d'éléments concrets pour interpréter cette évolution.

Tableau IX

Variation des rendements de production P/I et (P/A) au cours du développement chez deux espèces de Limaces et deux espèces d'Escargots.

	Juvénile 1	Juvénile 2	Mature ♂ ♀	TOTAL (période senile exclue)
Arion ater rufus (1)				
P_c/I (P_c/A)	0,24 (0,34)	0,21 (0,29)	0,18 (0,23)	0,29 (0,39) (P_c + P_r)
P_r/I (P_r/A)			0,37 (0,49)	
$P_c + P_r + P_s/I$ (.../A)				0,36 (0,50)
Deroceras laeve (2)				
P_c/I (P_c/A)	0,16 (0,19)	0,15 (0,21)	0,00	0,16 (0,25) (P_c + P_r)
P_r/I (P_r/A)			0,18 (0,22)	
$P_c + P_r + P_s/I$ (.../A)				0,23 (0,30)
Euparypha pisana (3)				
P_c/I (P_c/A)	0,33 (0,40)	0,20 (0,26)	0,17 (0,20)	0,23 (0,31)
P_r/I (P_r/A)			0,05	
$P_c + P_r + P_s/I$ (.../A)				0,28 (0,39)
Helix aspersa (4)				
P_c/I (P_c/A)	0,15 (0,20)	0,15 (0,20)	0,10 (0,14)	0,13 (0,18)
P_r/I (P_r/A)			0,00	
$P_c + P_r + P_s/I$ (.../A)				0,21 (0,29)

(1) Stern, 1970 (3) Lazaridou et Daguzan, 1978

(2) Stern, 1979 (4) Charrier et Daguzan, 1980a

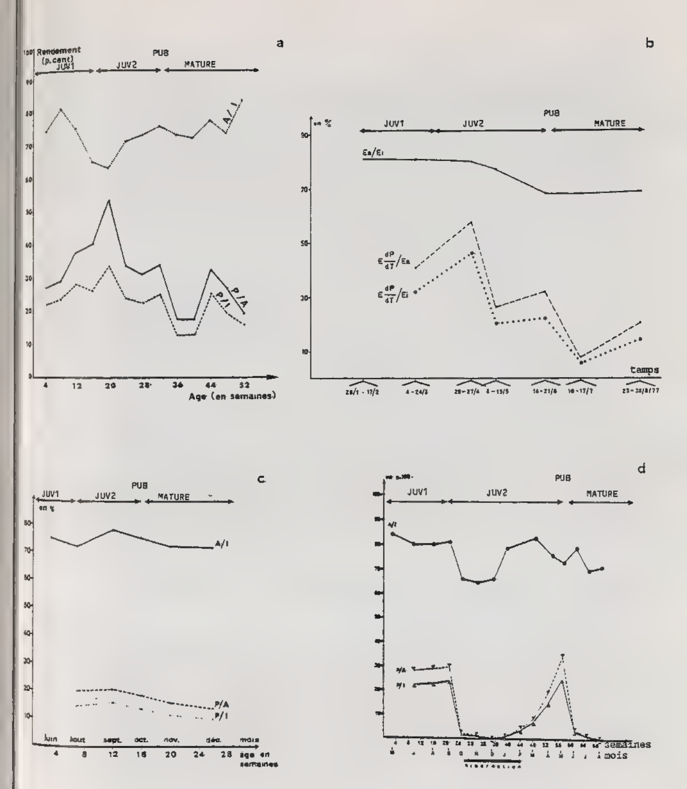


Fig. 4. Variation des rendements A/I, P/A et P/I au cours de l'existence chez quatre espèces de Pulmonés terrestres.
a : *Arion ater rufus* (d'après Stern, 1969); b : *Euparypha pisana* (d'après Lazaridou-Dimitriadou et Daguzan, 1978) ; c : *Helix aspersa* élevé en conditions constantes à 20°C (d'après Charrier et Daguzan, 1980a) ; d : *Helix aspersa* élevé en conditions naturelles (d'après Charrier et Daguzan, 1980b).

Pour *Deroceras laeve*, les rendements d'assimilation, suivis également de façon continue, valent en moyenne 0,82 pendant la première phase juvénile, 0,75 pendant la seconde et 0,72 pendant la phase mature, soit une légère décroissance au cours de la vie (Stern, 1979).

Sur *Euparypha pisana*, Lazaridou et Daguzan (1978) ont fait des mesures durant quatre périodes de sept jours au cours de la vie juvénile et trois périodes de la vie adulte. Les valeurs obtenues pour le rendement A/I sont : 0,81, 0,81, 0,80, 0,78 pour les stades juvéniles et 0,69, 0,69 et 0,70 au cours du stade adulte (fig. 4b). Les variations d'un essai à l'autre apparaissent faibles mais il semble exister une différence entre les moyennes des stades juvéniles et adulte : 0,80 et 0,70 respectivement.

Pour *Helix aspersa*, Charrier et Daguzan (1980a) ne trouvent également que de très faibles variations : 0,737 durant les sept premières semaines de la vie, puis 0,723 chez les juvéniles de 7 à 16 semaines, enfin 0,717 chez les adultes matures de 16 à 26 semaines. Il s'agit là encore d'individus élevés en laboratoire dans des conditions constantes de milieu (fig. 4c).

Williamson et Cameron (1976), dans leur travail sur *Cepaea nemoralis*, distinguent au cours de la vie de l'animal des stades juvéniles et un stade adulte. En déterminant la quantité A par la différence entre I et NA au cours d'expériences de 24 heures, ils indiquent que les rendements d'assimilation des juvéniles et des adultes nourris avec trois types d'aliments -*Leontodon, Plantago* et *Poterium*- ne diffèrent pas significativement.

On peut donc dire que le taux d'assimilation A/I varie assez peu au cours de la vie des individus. Peut-être toutefois une légère diminution se manifeste-t-elle parfois au fur et à mesure que l'âge augmente, notamment au passage à la vie adulte.

IV.2. Cas des rendements brut et net de production P/I et P/A

Les rendements de production P/A et P/I, contrairement à A/I, diffèrent nettement selon les stades du développement (voir tabl. IX).

Chez *Arion ater rufus*, par exemple, ils sont toujours élevés durant la période juvénile, à fort taux de croissance. P/A est alors supérieure à 0,30 en moyenne, avec un maximum de 0,53 à la 20ème semaine (voir fig. 4a). L'énergie assimilée est alors utilisée au maximum pour l'édification des tissus. Des valeurs relativement faibles caractérisent ensuite le début de la période de maturité, avec P/A = 0,17, car les apports d'énergie servent surtout à couvrir un métabolisme plus intense. Dès que la ponte commence, le rendement s'élève à nouveau et, si l'on tient compte de la production de reproduction, atteint 0,49. Pour l'ensemble de la vie, le rendement net de production $(P_c + P_r)/A$ est ainsi de 0,39.

Le rendement brut, ou rendement écologique, de production $(P_c + P_r)/I$ est au total de 0,29 après avoir varié parallèlement au coefficient net (voir fig. 4a). Sans la production de reproduction, il n'est que de $P_c/I = 0,20$. Si, en revanche, on tient compte de la production de mucus P_s, malheureusement connue sans précision mais sans doute de l'ordre du quart de la production de croissance et de reproduction, le rapport $(P_c + P_r + P_s)/I$ atteint au contraire la valeur très élevée de 0,36.

Les rendements de production P/A et P/I de *Deroceras laeve* présentent les mêmes types de variations que ceux d'*Arion ater rufus* mais sont en moyenne bien plus faibles : 15 à 16 de l'énergie ingérée, soit 25 p. cent de l'énergie métabolisée sont stockés, dans l'ensemble de la vie, sous forme de productions de croissance et de reproduction. Si l'on tient compte de la production de mucus, ce sont 30 p. cent de l'énergie métabolisée qui sont utilisés pour la production et 70 p. cent pour les dépenses d'activité et de synthèses.

Des résultats du même ordre ont été obtenus chez *Euparypha pisana* (voir fig. 4b) et chez *Helix aspersa* (voir fig. 4c) : P/A et P/I diffèrent nettement selon les stades. Ils demeurent élevés chez les juvéniles -supérieurs en moyenne à 0,20 et 0,15 respectivement- mais diminuent en début de stade adulte, à la mi-juillet pour *Euparypha*, à la mi-novembre pour *Helix aspersa*, et cela dans des conditions constantes de température. Cette baisse est interprétée par les auteurs, tout comme l'avait fait Stern (1970), comme une élévation des besoins énergétiques de fonctionnement durant la période qui précède la ponte.

Une même diminution s'observe en juin-juillet chez *Helix aspersa* élevé en conditions naturelles, mais au terme d'une période juvénile d'une durée de 57 semaines, le stade juvénile 2 se prolongeant largement au cours de l'hibernation (voir fig. 4d).

V. LES RENDEMENTS ÉNERGÉTIQUES A/I, P/A ET P/I À L'ÉCHELLE DES POPULATIONS

C'est, du point de vue de l'Écologie, à l'échelle de la population et non de l'individu qu'il importe d'étudier les flux d'énergie. Ainsi sera défini l'impact de l'espèce sur le milieu par la quantité I de nourriture qu'elle y prélève, par la fraction NA qu'elle restitue sous forme d'excréments, par celle (R) qui y est dissipée sous forme d'anhydride carbonique et enfin par celle (P) qui est retransformée en matière vivante (Bourlière et Lamotte, 1967 ; Lamotte, 1968).

La connaissance de ces paramètres de l'énergétique écologique d'une espèce implique deux types de recherches. 1) Les premières sont celles qui conduisent à la détermination des flux d'énergie à l'échelle des diverses catégories d'individus qui composent la population -juvéniles aux divers stades de développement, adultes en reproduction ou non-, et cela sous les différentes conditions de milieu que rencontre la population au cours du cycle saisonnier. Ce sont ces estimations qui ont été présentées précédemment dans le cas de quelques espèces. 2) Les autres données nécessaires sont celles qui définissent la structure démographique de la population, c'est-à-dire les proportions relatives des diverses classes d'âge au cours d'un cycle annuel (Lamotte, 1973). Or, force est de constater que les Mollusques Pulmonés n'ont encore fait l'objet à ce jour que d'un nombre très limité de travaux dans ce domaine de la dynamique des populations.

Beaucoup de prudence sera donc nécessaire pour tirer des conclusions sur des questions pourtant aussi simples et fondamentales que le rôle de la taille dans les bilans d'énergie ou encore sur les conséquences de la présence ou de l'absence d'une coquille.

L'espèce *Cepaea nemoralis* semble être la seule, parmi les Pulmonés terrestres de la zone tempérée, qui ait fait l'objet d'études suivies à l'échelle de la population com-

me à celle de l'individu. La production de mucus y a même été prise en compte dans les recherches de Williamson (1975) utilisant la technique du zinc marqué Zn^{65}. Deux bilans énergétiques de populations ont ainsi été publiés, l'un par Richardson (1975b), l'autre par Williamson (1975). Les principaux éléments en sont présentés dans le tableau X.

Tableau X

Bilan énergétique d'une population de *Cepaea nemoralis*.

	d'après Richardson (1975b)	d'après Williamson (1975)
A/I	0,33	0,37
P/A	0,40	0,34
P/I	0,13	0,13
P/B	2,1	2
I/B	16,5	15,3

Production de mucus = 35 p. de la production totale P
Production de reproduction = 15,5 p. cent de la production totale P
Production de croissance = 49.5 p. cent de la production totale P

On retrouve les valeurs déjà indiquées précédemment pour le taux d'assimilation -0,33 (Richardson) et 0,37 (Williamson)-, qui sont faibles par rapport à celles d'autres espèces de Pulmonés, Limaces notamment. Le rendement brut de production P/I = 0,13 correspond à celui de nombreux autres animaux herbivores hétérothermes.

On aimerait pouvoir comparer ces rendements à ceux d'autres espèces, tant d'Escargots à vie plus brève -ou plus longue- que de Limaces, petites et grandes. Les résultats acquis à ce jour à l'échelle des individus devraient rendre possible dans un délai proche l'établissement de tels bilans, pour lesquels manquent encore seulement quelques données relatives à la dynamique des populations. On doit se contenter, à l'heure actuelle, de simples estimations provisoires.

Dans le cas de *Arion ater rufus*, la très large prépondérance de la phase de croissance par rapport à la phase adulte et le fait que les différences entre les divers stades de croissance soient plutôt irrégulières, avec un maximum vers le début et un autre vers la fin de la croissance, permettent de considérer les valeurs obtenues à l'échelle d'un individu (voir tabl. IX) comme une première approche des caractéristiques du bilan énergétique des populations de l'espèce, sans doute quelque peu sous-estimées cependant pour P/A comme pour P/I puisque les premiers stades, -dont les effectifs sont évidemment les plus nombreux-, se trouvent sous-représentés.

Malgré cette sous-estimation probable, on constate cependant que, non seulement le rendement d'assimilation A/I mais surtout le rendement brut de production P/I sont très supérieurs chez la Limace *Arion ater rufus* à ce qu'ils sont chez l'Escargot *Cepaea nemoralis*, soit respectivement :

0,74 au lieu de 0,33 ou 0,37 pour A/I

0,36 au lieu de 0,13 pour P/I.

Chez *Euparypha pisana*, la vie adulte est aussi relativement brève par rapport à la période de croissance, de sorte que le bilan énergétique de la population se rapproche du bilan établi au laboratoire pour l'ensemble de la vie d'un individu. La comparaison avec *Arion ater rufus* permet ici encore de faire apparaître la valeur plus faible des taux P/A et P/I chez *Euparypha*, que la production soit considérée avec ou sans mucus :

	Arion ater rufus d'après Stern, 1969	*Euparypha pisana* d'après Lazaridou et Daguzan, 1978
A/I	0,74	0,75
P/A (sans mucus)	0,39	0,31
(avec mucus)	0,50	0,39
P/I (sans mucus)	0,29	0,23
(avec mucus)	0,36	0,28

VI. LE TAUX DE PRODUCTION P/B OU TAUX DE RENOUVELLEMENT DE LA BIOMASSE

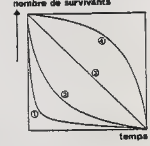
Paramètre surtout employé à l'échelle d'une population, le taux de production P/B peut être considéré soit par rapport à une unité de temps donné, l'année par exemple -$[P/B]_a$-, soit par rapport à la durée de vie d'une cohorte, c'est-à-dire la durée de vie maximale d'un individu de l'espèce -$[P/B]_c$-.

Comme les études précises de dynamique de population sont presque inexistantes chez les Mollusques Pulmonés, on ne possède pratiquement pas à leur sujet de mesures directes du taux de production.

Des études théoriques ont toutefois montré qu'à l'échelle de la durée de vie d'une cohorte la valeur de $[P/B]_c$ était comprise entre 2 et 8, et plus souvent voisine de 3 ou 4. La valeur exacte dépend de la forme de la courbe de croissance du poids individuel et de celle de la courbe de survie de la cohorte (Lamotte et Meyer, 1978). Cette valeur de $[P/B]_c$ peut donc être estimée avec une bonne précision lorsqu'on connaît les traits principaux de ces deux courbes, comme on le voit dans le tableau joint aux deux familles de courbes représentées dans la figure 5.

poids individuel

temps



courbe de croissance	courbe de survie 1	2	3	4
1	4,8	4,1	2,5	1,7
2	3,9	4,2	2,9	2,0
3	4,5	4,7	3,6	2,6
4	5,6	5,7	5,2	4,2

Fig. 5. Valeur du taux de renouvellement de la biomasse à l'échelle de la vie d'une cohorte $[P/B]_c$ selon la courbe de survie et selon la courbe de croissance individuelle.

Pour ce qui concerne la courbe de croissance, on dispose sur les Mollusques d'un certain nombre de résultats, obtenus en élevage certes, mais sans doute proches des valeurs correspondantes dans la nature.

Les données relatives aux courbes de survie sont en revanche bien moins précises, mais on a souvent au moins une idée de l'ordre de grandeur du nombre d'oeufs pondus et de l'importance de la durée de vie de l'adulte par rapport à la durée du développement. On sait ainsi, par exemple, que les Limaces comme *Arion ater rufus* ont une vie adulte à peu près limitée à la ponte d'une masse d'oeufs qui vide littéralement l'animal peu après la fin de la croissance. Une situation un peu semblable se retrouve pour *Euparypha pisana*, dont la vie adulte est très brève. D'autres espèces au contraire ont une vie adulte relativement longue par rapport au temps de développement : c'est le cas de *Cepaea nemoralis*. Or, durant la vie adulte, la production concerne seulement les éléments sexuels et le mucus, tandis que durant la phase de croissance il y a accroissement du poids du corps -et de la coquille- et également production de mucus.

Le taux de production à l'échelle de l'année $[P/B]_a$ s'obtient en divisant la taux de production d'une cohorte $[P/B]_c$ par la durée de vie de l'espèce exprimée en années. Les taux de production des diverses espèces apparaissent ainsi, en première approximation, inversement proportionnels à leur durée de vie.

Dans le cas de *Cepaea nemoralis*, seul escargot dont la démographie a été analysée sur le terrain, Richardson (1975b) aboutit pour le taux annuel de production à une valeur $[P/B]_a = 2,1$ (voir tabl. X). Pour une espèce dont la durée de vie dépasse certainement deux ans, une telle valeur semble très élevée. Deux explications peuvent en être proposées. La première est qu'il s'agit d'une population où la croissance individuelle semble très rapide et la durée de vie anormalement brève par rapport à ce que l'on observe par exemple en France. La seconde est qu'il intervient dans la valeur de P la production de reproduction et celle de mucus, alors que les valeurs théoriques données dans le tableau de la figure 5 correspondent à la seule production de croissance.

Une valeur sans doute inférieure, de l'ordre de 1, caractérise vraisemblablement l'espèce *Helix pomatia*, dont la durée de vie est relativement longue, tandis que chez *Helix aspersa*, dont la durée de vie adulte est moins grande, la valeur de $[P/B]_a$ est certainement supérieure et sans doute comprise entre 1 et 2, compte tenu du mucus et de la reproduction.

Chez les Limaces Philipson (1983) a calculé, en s'appuyant sur les résultats publiés par divers auteurs, un taux annuel de renouvellement de la biomasse de 3,1 dans le cas d'*Arion hortensis*, taux qui correspond bien à ce que l'on peut attendre d'une espèce dont la durée de vie est de l'ordre d'une année.

Pour *Arion ater rufus*, le taux de renouvellement doit être également de l'ordre de 3 si l'on considère la seule croissance corporelle, mais sensiblement moins en tenant compte des autres composantes de la production.

Plus élevé sera le taux de production des petites espèces *Deroceras laeve* et *D. reticulatum* dont la durée de vie est inférieure à 12 mois.

Dans son étude sur les Mollusques des litières forestières, Mason (1971) a également recherché le taux de production P/B de diverses espèces. Son étude s'appuie toutefois essentiellement sur des mesures respiratoires et c'est en additionnant P et R qu'il obtient une estimation de A, puis I avec l'hypothèse d'un rendement d'assimilation A/I de 50 p. cent. Le tableau XI rappelle quelques-uns des résultats ainsi obtenus, qui conduisent l'auteur à conclure que des valeurs P/B supérieures caractérisent les plus petites espèces, en rapport avec un taux de renouvellement plus rapide. Comme l'auteur l'avoue lui-même cependant, plusieurs résultats semblent fort peu réalistes, confirmant le fait que la respiration n'est pas un bon paramètre pour comparer les rôles respectifs des populations de Mollusques et que les résultats présentés ne doivent être considérés qu'avec beaucoup de scepticisme.

Tableau XI

Estimation des rapports P/R et P/B pour les divers Mollusques Pulmonés de la litière forestière de Wytham Woods. (D'après Mason, 1971).

	P/R	P/B
Carychium tridentatum	0,598	7,6
Cochlicopa lubrica	0,964	9,7
Columella edentula	0,895	16,7
Pupilla muscorum	1,250	34,3
Vallonia pulchella	1,500	7,2
Acanthinula aculeata	0,518	6,3
Ena obscura	0,715	1,8
Marpessa laminata	0,816	8,7
Clausilia bidentata	1,166	3,0
Vitrea contracta	0,606	10,3
Retinella radiatula	0,143	5,5
Retinella pura	0,667	6,2
Retinella nitidula	0,766	2,6
Oxychilus alliarius/cellarius	0,529	2,5
Euconulus fulvus	1,037	8,8
Punctum pygmaeum	1,861	10,5
Discus rotundatus	0,687	2,4
Vitrina pellucida	0,276	2,3
Hygromia striolata	0,638	1,0
Hygromia hispida	1,300	10,7

On ne peut que regretter vivement l'absence de résultats obtenus directement sur le terrain pour ce paramètre écologique essentiel des populations qu'est le taux de renouvellement de la biomasse P/B. Il permet en effet le calcul du *taux d'ingestion*

$$I/B = [P/B]/[P/I],$$

taux d'ingestion qui traduit le prélèvement alimentaire d'une population de biomasse B et mesure donc son impact sur le milieu. Surtout employé pour caractériser des populations naturelles le taux d'ingestion P/B peut l'être aussi pour des populations d'élevage.

CONCLUSIONS

La revue qui vient d'être faite des données actuelles sur les bilans énergétiques des Mollusques Pulmonés fait apparaître une carence assez étonnante, et cela plus de 20 ans après la mise en route du Programme Biologique International qui mettait précisément l'accent sur l'intérêt de ces bilans.

Certes des résultats ont été acquis à l'échelle de l'individu chez un certain nombre d'espèces, tant avec que sans coquille. Ils ont souligné la valeur généralement élevée du rendement d'assimilation A/I, en rapport avec un équipement enzymatique développé. Ils ont montré aussi les variations importantes de ce rendement avec le régime alimentaire : comme il est naturel, les aliments riches en protéines permettent un bien meilleur rendement d'assimilation.

Les rendements d'assimilation apparaissent par ailleurs plus élevés en moyenne dans le cas des Limaces que dans celui des Escargots à coquille. Il en va de même du taux d'ingestion I/B, très dépendant également du type d'aliment, et aussi de la vitesse de croissance.

A l'échelle de la vie d'un individu, le rendement brut de production P/I dépend évidemment de l'importance relative des temps de croissance et de vie adulte. Les Limaces *Arion ater*, qui meurent juste après la ponte -qui suit elle-même la fin de la croissance- ont ainsi un rendement brut de production très supérieur à celui d'Escargots comme *Helix pomatia* et comme *Cepaea nemoralis*, dont la vie adulte est au moins égale au temps de développement.

Bien que les résultats manquent à l'échelle des populations, à l'exception de celles de *Cepaea nemoralis*, on peut penser que le taux de renouvellement de la biomasse P/B est bien plus faible chez *C. nemoralis*, espèce relativement longévive, que chez *Arion ater rufus* ou *Euparypha pisana* qui ne vivent qu'une année ; des valeurs intermédiaires se rencontrent sans doute chez *Helix aspersa* et *Deroceras reticulatum*.

Des recherches seraient à reprendre à l'échelle des individus de façon à mieux préciser les rapports du taux d'assimilation avec le type d'aliment et surtout les valeurs du taux écologique de croissance aux différents stades du développement. Il faudrait aussi préciser l'effort de reproduction. Plus essentiel encore est le besoin de mesurer la dépense de mucus chez diverses espèces, tant de Limaces que d'Escargots à coquille, et de mettre cette dépense en rapport avec la taille des individus, leurs conditions de vie, la présence ou l'absence de coquille.

C'est toutefois à l'échelle de la dynamique des populations naturelles que se situe la déficience majeure des recherches sur les Mollusques Pulmonés. Les courbes de survie, les durées de vie juvénile et adulte, et d'une façon générale les stratégies démographiques des espèces, sont des sujets sur lesquels tout reste à faire. Dans le cas de certaines espèces, des recherches de ce type menées sur des populations vivant sous des climats différents seraient du plus haut intérêt.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN, K.R., 1971. Relation between production and biomasse. *J. Fish Res. Bd Canada*, 28 : 1573-1581.

BAYNE, B.L., et NEWELL, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. *in The Mollusca*, vol. 4. Academic Press, New York : 407-515.

BOJSEN-JENSEN, P., 1919. Valuation of the Limfjord 1909-1917, its quantity, variation and annual production. *Rep. Danish Biol. Sta.*, 26 : 3-44.

BOURLIÈRE, F., et LAMOTTE, M., 1967. Les fondements physiologiques et démographiques des notions de production et de rendements bioénergétiques. *in Problèmes de productivité biologique*, M. LAMOTTE et F. BOURLIÈRE eds., Masson, Paris : 1-35.

CHARRIER, M., et DAGUZAN, J., 1980a. Consommation alimentaire, production et bilan énergétique chez *Helix aspersa* Müller (Gastéropode Pulmoné terrestre). *Ann. Nutr. Alim.*, 34 : 147-166.

CHARRIER, M., et DAGUZAN, J., 1980b. Etude de la consommation alimentaire, et de la production de l'escargot petit gris *Helix aspersa* Müller (Gastéropode Pulmoné) élevé sous abri. *Haliotis*, 10 : 41-44.

CONOVER, R.J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 338-345.

CORBETT, J.L., *et al.*, 1960. Excretion of chromium sesquioxide administered as a component of paper to sheep. *Brit. J. Nutr.*, 14 : 289-299.

DAVIDSON, D.H., 1976. Assimilation efficiencies of slugs on different food materials. *Oecologia (Berl.)*, 26 : 267-273.

EVANS, W.A.L., et JONES, E.G., 1962. Carbohydrases in the alimentary tract of the slug *Arion ater* L. *Comp. biochem. Physiol.*, 5 : 149-160.

JENNINGS, T.J., et BARKHAM, J.P., 1975. Food of slugs in mixed deciduous woodland. *Oikos*, 26 : 211-221.

JENNINGS, T.J., et BARKHAM, J.P., 1976. Quantitative study of feeding in woodland by the slug *Arion ater*. *Oikos*, 27 : 168-173.

JENSEN, T.F., 1975. A tentative energy budget for a summer population of *Arion ater* L. (Gastropoda : Pulmonata). *Nat. Jutl.*, 18 : 10-20.

LAMOTTE, M., 1968. Les fondements physiologiques et démographiques des notions de production et de rendements bioénergétiques. *Rev. Quest. Sci.*, 138 : 509-541 ; 139 : 1-24.

LAMOTTE, M., 1973. Bilans énergétiques et production à l'échelle des individus et à l'échelle des populations. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 103 : 21-36.

LAMOTTE, M., et MEYER, J.A., 1978. Utilisation des taux de renouvellement $P/\overline{B}$ dans l'analyse du fonctionnement énergétique des écosystèmes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 286, sér. D : 1387-1389.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M., et DAGUZAN, J., 1978. Consommation alimentaire, production et bilan énergétique chez *Euparypha pisana* (Müller) (Gastéropode Pulmoné). *Ann. Nutr. Alim.*, 32 : 1317-1350.

McGINNIS, A.J., et KASTING, R., 1964. Chromic oxide indicator method for measuring food utilization in a plant feeding insect. *Science*, 144 : 1464-1465.

MASON, C.F., 1970a. Food, feeding rates and assimilation in woodland snails. *Oecologia (Berl.)*, 4 : 358-373.

MASON, C.F., 1970b. Snail populations, beech litter production, and the role of snails in litter decomposition. *Oecologia (Berl.)*, 5 : 215-239.

MASON, C.F., 1971. Respiration rates and population metabolism of woodland snails. *Oecologia (Berl.)*, 7 : 80-94.

MOISA-GROSSU, D., 1969. Influenţa temperaturii asupra eficientei utilizarii energiei hranei la melcul de livadă (*Helix pomatia* L.). *St. şi Cerc. Biol. Seria Zoologie*, 21 : 321-326.

PALLANT, D., 1970. A quantitative study of feeding in woodland by the grey field slug *Agriolimax reticulatus* (Müller). *Proc. malac. Soc. Lond.*, 39 : 83-87.

PALLANT, D., 1974. Assimilation in the grey field slug, *Agriolimax reticulatus* (Müller). *Proc. malac. Soc. Lond.*, 41 : 99-107.

PETRUSEWICZ, K., 1967. Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems. - Suggested list of more important concepts in productivity studies (definitions and symbols). *in Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, vol. 1, K. PETRUSEWICZ ed., Warzawa-Krakow, Institute of Ecology, Polish Academy of Sciences : 17-49 ; 51-58.

PETRUSEWICZ, K., et MAC FADYEN, A., 1970. *Productivity of terrestrial animals : principles and methods*. Blackwell Scientific Publications, I.B.P. Handbook No. 13, Oxford : 190 p.

PHILIPSON, S., 1983. Slug numbers, biomass and respiratory metabolism in a beech woodland Wytham Woods, Oxford. *Oecologia (Berl.)*, 60 : 38-45.

RICHARDSON, A.M.M., 1975a. Food, feeding rates and assimilation in the land snail, *Cepaea nemoralis* L. *Oecologia (Berl.)*, 19 : 59-70.

RICHARDSON, A.M.M., 1975b. Energy flux in a natural population of the land snail, *Cepaea nemoralis* L. *Oecologia (Berl.)*, 19 : 141-164.

SEIFERT, D.V., et SHUTOV, S.V., 1981. The consumption of leaf litter by land molluscs. *Pedobiologia*, 21 : 159-165.

STEINBERGER, Y., GROSSMAN, S., et DUBINSKY, Z., 1981. Some aspects of the ecology of the desert snail *Sphincterochila prophetarum* in relation to energy and water flow. *Oecologia (Berl.)*, 50 : 103-108.

STERN, G., 1969. Bilan énergétique de la limace *Arion rufus* L. (Mollusque Pulmoné) en période de croissance. *C.R. Acad. Sc. Paris.*, 269 : 1015-1018.

STERN, G., 1970. Production et bilan énergétique chez la limace rouge. *La Terre et la Vie*, 3 : 401-424.

STERN, G., 1975. Effet de la température sur la production et la consommation chez *Agriolimax reticulatus* (Mull.) en période de croissance. *Bull. Ecol.*, 6 : 501-509.

STERN, G., 1979. Bilans pondéral et énergétique de croissance et de reproduction chez *Agriolimax laevis* (Müller), Pulmonata, Limacidae. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 104 : 147-160.

STERN, G., 1983. Comparaison des rations alimentaires de quatre espèces de limaces de régions tempérées. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108 : 514-515.

STONE, B.A., et MORTON, J.E., 1958. The distribution of cellulases and related enzymes in mollusca. *Proc. malac. Soc. Lond.*, 33 : 127-141.

WIEGERT, R., 1968. Thermodynamic considerations in animal nutrition. *Am. Zoologist*, 8 : 71-81.

WILLIAMSON, P., 1975. Use of ^{65}Zn to determine the field metabolism of the snail *Cepaea nemoralis* L. *Ecology*, 56 : 1185-1192.

WILLIAMSON, P., et CAMERON, R.A.D., 1976. Natural diet of the landsnail *Cepaea nemoralis*. *Oikos*, 27 : 493-500.

ZEUTHEN,E., 1947. Body size and metabolic rate in the animal Kingdom. *C.R. Lab. Calsberg, Ser. Chem.*, 26 : 17-165.

HALIOTIS, 16 (1987) : 129 - 135

THE PLACE OF MUSSEL *DREISSENA POLYMORPHA* (PALL.) IN THE FOOD WEB OF LAKE ECOSYSTEMS.

par

Anna STANCZYKOWSKA

Institut d'Ecologie APS, Dziekanow Lesny 05-092 (POLOGNE).

ABSTRACT : *Dreissena polymorpha* plays an important role in the energy flow of lake ecosystems because of high numbers and biomass and its significant filtrating abilities. On the other hand *D. polymorpha* can be preyed upon by some water fowl and fishes. The effects of roach pressure on the mussel population have been examined.

Key words : *Dreissena*, bivalves, lake, food web.

RESUME : LE ROLE DE LA MOULE *DREISSENA POLYMORPHA* (PALL.) DANS LE RESEAU TROPHIQUE D'ECOSYSTEMES LACUSTRES.

Le bivalve *Dreissena polymorpha* joue un rôle significatif dans les flux de matière et d'énergie au sein des lacs de Mazurie qu'il a colonisés. Celui-ci tient d'abord à son activité de filtration, à l'accélération de la sédimentation et au stockage des nutrients. Elle constitue une ressource nouvelle, en particulier pour les Foulques et les Gardons. Ceux-ci exercent un impact sélectif sur les populations de moules.

Mots clés : *Dreissena*, moules, lac, réseau trophique.

INTRODUCTION

D. polymorpha is a common European bivalve occurring in lakes, rivers, dam reservoirs, channels and bays. Until the end of the 18 th century, living individuals of *D. polymorpha* were noted exclusively on the shores of the Black, Caspian and Azov sea. For the last 200 years, *D. polymorpha* has been constantly spreading over Europe. This process is still in progress. The density of *D. polymorpha* in lakes is usually high, reaching a few thousand individuals per 1 m^2. In dam reservoirs and gulfs, the density of *D. polymorpha* may be higher, for example in the Szczecin Lagoon - 114,000 indiv.m^{-2} (Wiktor, 1969). The biomass of *D. polymorpha* is related to the density and is considerably greater than the biomass of other invertebrates (Stanczykowska et al., 1983).

In most lakes under study there were noted significant changes in density and age structure of *D. polymorpha* populations, accompanied by changes in the size and weight of the individuals. Consequently, the significance of *D. polymorpha* population in a particular ecosystem is different and changes with time. At high density and biomass, the molluscs can play an important role in the circulation of matter in a given water body.

Due to the fact that *D. polymorpha* is one of the most important and most numerous filtrators of these lakes, in assessing its influence on the environment, it is necessary to

take into account, the amount of water filtrated by this mollusc, the intensity of seston uptake, and the amount of excreted faeces (table 1).

Table 1 : Changes in the density of population, biomass, and filtering activity of *D. polymorpha* in Mikolajskie Lake.

	1959	1960	1962	1966	1971	1972	1974	1976	1979	1983
Density of population ind. m^{-2}	2200	ca 0	30	50-100	300	700	1000	2000	30	200
Wet biomass without shells $g.m^{-2}$	1800	ca 0	25	no data	250	580	830	1660	25	150
Filtration $l.day^{-1}.m^{-2}$	1848	ca 0	29	83	290	670	960	1920	29	180
Consumption mg dry wt.day.m^{-2}	5720	ca 0	78	195	780	1830	2600	5200	78	490
Feaces mg dry wt.day.m^{-2}	3520	ca 0	48	120	480	1092	1600	3200	48	310

It seems that the filtration ability of *D. polymorpha* is much more important for an ecosystem than the biomass production. For example in 1972, in Mikolajskie Lake, the density of the mollusc was not very high, consumption of seston by *D. polymorpha* amounts to almost 9 % of Primary Production of the pelagial, while the faeces reached 13 % of the annual sedimentation of tripton. At highest densities the mollusc can have an essential meaning for the circulation of matter in the lake (Stanczykowska, 1977).

Both faeces and pseudofaeces significantly enrich bottom sediments in organic matter, in the areas occupied by *D. polymorpha*. The studies by Izvekova and Lvova-Katchanova (1972) showed that they are especially important for bottom organisms, mainly Chironomidae. Wiktor (1969) pointed ou that the biomass of zoobenthos (*D. polymorpha* excluded) in areas close to *D. polymorpha* aggregations is twice as great as in other parts of the Szczecin Lagoon. Dusoge (1966) stated that in Mikolajskie Lake quantitative relations in the fauna living on stones are determined by the density of *D. polymorpha* ; the mollusc changes both the feeding conditions and structures of the area.

It seems unquestionable that the mussels *D. polymorpha* play a considerable role in nitrogen and phosphorus cycles. Mussels remove considerable amounts of N and P and accumulate them in their bodies for several years. The amounts of P and N accumulated in their bodies are several times lower than the amounts of these nutrients flowing through *D. polymorpha* populations due to their filtrating activity (Stanczykowska and Planter, 1985).

The problem of *D. polymorpha* as food for other organisms is know to a mush lesser degree. It is known that fry and plancton invertebrates eat small amounts of larvae of *D.*

polymorpha. Thus they have no great effect on the dynamics of *D. polymorpha* numbers. Consumption of adults mussels by other organisms is of a greater importance.

Adult individuals of *Dreissena* are consumed by fishes (roach, eel, carp, bream, sturgeon, white bream, flounder). Nevertheless, data so far gathered show that none of these fish species, except certain age classes of roach, feeds basically on *D. polymorpha.* Roach is able to consume even molluscs with hard shells due to the fact that it possesses strong pharyngeal teeth.

D. polymorpha can constitute food for some water fowl, such as baldcoot (*Fulica atra*), tufted duck (*Aythya fuligula*), *Aythya ferina,* fen-duck (*Anas platyrhynchos*), golden-eye (*Bucephala clangula*), and other benthos feeders (Leuzinger and Schuster, 1970 ; Willi, 1971 ; Jacoby and Leuzinger, 1972 ; Stempniewicz, 1974 ; Suter, 1982 and others).

Studies on the predator-prey relationships in freshwater environments usually concern the planctonic food webs. Benthos groups have much less been examined (Kerfoot and Sih, 1987). The present work only signals the initiation of the studies on how the *D. polymorpha* populations are affected by roach (currently examined by Prejs, Stanczykowska and Lewandoowski) and by waterfowl (currently examined by Stanczykowska, Dombrowski and Zyska).

MATERIALS AND METHODS

The study on the effect of roach on *D. polymorpha* populations was initiated in Sniardwy Lake in 1983. Sniardwy Lake is situated in the Mazurian Lake District. The Lake is the biggest in Poland (105 km^2). Its waters are usually turbid, because of the small mean depth and frequent strong winds, and eutrophication occurs.

In assessing *D. polymorpha* intake by fishes, the measurements of both populations (fishes and mussels) were taken as well as measurements of their individual features. The length of consumed mussels has been measured by assessing the length of the hinge parts of the shells taken out from the gut (According to Olszewski, 1978).

311 individuals of roach have been examined : 258 had full guts, but only 115 with *D. polymorpha.*

The effect of water fowl on the occurrence of molluscs (mainly *D. polymorpha* and *Viviparus viviparus* L.) has been studied in Zegrzynski Reservoir in 1986. This man-made lake, built in 1963 is situated near Warsaw. Its surface area is about 33 km^2, its maximum depth is 8 m, and its mean depth is 3 m.

The number and distribution of the water fowl and the molluscs are evaluated in annual cycle (water fowl - every two weeks, molluscs every one or two months). The mollusc individuals are measured and weighted. The shell thickness and compressive strength are

determined and the caloric value of the bodies is measured. In the near future, we plan to make analyse of the bird gut contents.

RESULTS

In our studies of the roach influence upon the *D. polymorpha* numbers, the strategy of consumption by roach and its effect on food web in Sniardwy Lake have been examined.

These studies have shown that the food value of *D. polymorpha* increased as its age, shell length, body weight to total weight ratio, caloric value increase. At the same time the *D. polymorpha* individuals get thicker and greater, which makes them more difficult to eat ; a fish individual needs a greater strength to tear away and crush their shells. The studies also proved that as fishes individuals grow, the size of their mouth and the wildth of the basic pharyngeal teath also increase ; this enable them to consume greater and harder particles.

Young roach individuals (up to 16 cm of body length) eat mainly plant as food. At the same time, as a fish grows, the role of food plant diminishes and that of animal food (*D. polymorpha*) increases (table II).

Table 2 : Components of roach food

Components of food	Classe of body length of roach (cm)											
	n = 38		n = 44		n = 54		n = 64		n = 42		n =6	
	14.0 - 15.9		16.0 - 17.9		18.0 - 21.9		22.0 - 24.9		25.0 - 27.9		28.0 - 35.0	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Bivalvia (D. polymorpha)	0	0	6.0	9	22.5	26	72.5	66	81.5	78	97.0	92
Plants (Macrophytes + algae)	99.0	92	89.0	77	68.0	58	19.0	22	8.0	17	3.0	17
others	1.0	3	5.0	7	9.5	12	8.5	12	10.5	8	0	0

A - % of fresh weight of food organisms.
B - % of frequency.

Our observations have shown an explicit food selectivity of roach according with the group of mussels. In the eaten up food, 2 and 3 year old individuals dominated (42 % and 33 %) (Table III).

Table 3 : Age, structure (%), number and lenght of *D. polymorpha* individuals in guts of roach.

Age and length (cm) of D. polymorpha		Classe of length of roach (cm)				
		n = 4	n = 14	n = 42	n = 33	n = 22
		16.0 - 17.9	18.0 - 21.9	22.0 - 24.9	25.0 - 27.9	28.0 - 35.0
		%				
+ 1	11.0	35.0	52.1	12.1	6.7	5.0
+ 2	11.1 - 16.0	65.0	44.8	58.5	35.0	18.6
+ 3	16.1 - 21.0	-	3.1	28.3	52.0	57.0
+ 4	21.1 - 24.0	-	-	1.1	6.1	15.6
+ 5	24.1	-	-	-	0.2	2.5
average number		4.0	13.6	13.1	15.4	18.1
average length (mm)		11.1	10.6	13.9	15.7	16.9
max. length (mm)		14.0	20.4	22.7	24.6	25.4

Our studies of water fowl influence upon molluscs, especially *D. polymorpha*, started in 1986. 49 species of molluscs were found in Zegrzynski Reservoir. Their numbers were high, greater than those found in littoral of Mazurian Lakes (Stanczykowska et al., 1983). Great difference have been observed in the occurrence of molluscs, especially the dominating species (*D. polymorpha, Viviparus viviparus, Sphaerium rivicola*)in various regions of Zegrzynski Reservoir.

In 1986, 29 water fowl species were found. The number of species changed according to the phenological period. In the spring, there are 12 species and 21 in the autumn. The numbers of birds changed in the same way : 1700 individuals in the spring, 1800 in the winter and 14 in the autumn. Among the 4 trophic groups of water fowl, the most numerous are the benthophages. The birds were gathering and feeding in the regions where molluscs were most numerous. This suggest that molluscs are attractive food for water fowl in Zegrzynskie Lake.

CONCLUSIONS

The data presented above, concerning the feeding of roach on *D. polymorpha*, confirm and add to the existing, relatively poor results available in the literature. Also in another Mazurian Lake, in Mikolajskie Lake, main food of roach over 16 cm long consisted of molluscs with 95 % of *D. polymorpha* (Prejs, 1976). Also roach from Harsz Lake (with body length 18-32 cm) fed almost exclusively (up to 100 %) on *D. polymorpha* (Pliszka, 1953). Studies carried out on the Rybinski dam reservoir have show that *D. polymorpha* constituted valuable food for one of the roach populations ; these fishes were characterized by a good growth rate (Poddubnyj, 1966). Even in the Szczecin Lagoon which is very rich in molluscs, *D. polymorpha* is only slightly utilized by fishes (Wiktor, 1969).

It seems that the difference in the consumption of *D. polymorpha* by roach in various reservoirs, may be associated with fairly recent presence of *D. polymorpha* in European fresh waters and this with slow adaptation of fishes to this new food.

The results obtained from the Sniardwy Lake suggest that roach feeding on molluscs uses a certain strategy. This will be developed in further studies, which will also include the effect of benthophage birds on the *D. polymorpha* populations. The fact that in autumn the birds gather only in given regions of the Zegrzynski Reservoir is undoubtedly associated with the mass development of molluscs populations. This situation is similar to that observed in Swiss lakes where the intense *D. polymorpha* occurrence resulted in water fowl feeding there and altering their wintering sites (Leuzinger and Schuster, 1970 ; Willi, 1971 and others).

BIBLIOGRAPHY

DUSOGE K., 1966. Composition and interrelations between macrofauna living on stones in the littoral of Mikolajskie Lake. *Ekol. pol. S.A.* 39 : 755-762.

IZVEKOVA E.J., LVOVA-KACANOVA A.A., 1972. Sedimentation of suspended matter by *Dreissena polymorpha* Pallas and its subsequent utilization by Chironomidae larvae. *Pol. Arch. Hydrobiol.* :19,. 203-210.

JACOBY H., LEUZINGER H., 1972. Die Wandermuschel *Dreissena polymorpha* als Nahrung der Wasservogel am Bodensee. *Anz. orn. Ges. Bayern* 11, 26-35.

KERFOOT W.C., SIH A., 1987. Predation - Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities. Univ. Press of New England, Hanover and London, pp. 386.

LEUZINGER H., SCHUSTER S., 1970. Auswirkungen der Massenvermehrung der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* auf die Wasservogel des Bodensees. *Ornit. Beob.*, 67, 269-274.

OLSZEWSKI Z., 1978. Reconstruction of the size of mollusc shells in studies on the food of fish. *Bull. Acad. pol. Sci. CL II Ser. Sci. Biol.*, 26 : 87-91.

PLISZKA F., 1956. Importance of aquatic animals as a food base of fish after polish investigations. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 3 : 429-458.

PODDUBNYJ A., 1966. Adaptation of *Rutilus rutilus* to variable environment conditions. Biologiya ryb volzkikh vodochranilishch. 10 : 131-138.

PREJS A., 1976. Fishes and their feeding habits. In : E. Pieczynska (Ed.) Selected problems of lake littoral ecology. *Warszawa Wyd. Uniw. Warsz.* 238 p.

STANCZYKOWSKA A., 1977. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 24 : 461-530.

STANCZYKOWSKA A., JURKIEWICZ-KARNKOWSKA E., LEWANDOWSKI K., 1983. Ecological charakteristics of lakes in North-Eastern Poland versus their trophic gradient X. Occurrence of molluscs in 42 lakes. *Ekol. pol.* 31 : 459-475.

STANCZYKOWSKA A., PLANTER M., 1985. Role of the mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.) in N and P cycles in a lake exosystem. *Ecol. pol.* 33, 2 : 345-356.

STEMPNIEWICZ L., 1974. The effect of feeding of coot (*Fulica atra* L.) on the character of the shoals of *Dreissena polymorpha* Pall. in the Goplo Lake. *Acta Univ. N. Copernici, Ser. mat.-przyr.* 34 : 84-103.

SUTER W., 1982. Vergleichende Nahrungsokologie von oberwinternden Tauchenten (Bacephala, Aythya) und Blasshunn (*Fulica atra*)am Untersee-Ende (Hochrhein) (Bodensee). *Ornit. Beob.* 79 : 225-254.

WIKTOR J., 1969. The biology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) and its ecological importance in the Firth of Szczecin. *Stud. Mat. Morsk. Inst. Ryb. Gdynia.* Ser. A. 5 : 1-88.

WILLI P., 1971. Wasservogel reiningen den Bodensee. Ringiers Unternaltungs-Blatter "Das glebe Heft" n° 34.

HALIOTIS, 16 (1987) : 137 - 147

INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU SUR LE CYCLE BIOLOGIQUE DE *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (LMK) EN ELEVAGE SUR CORDE, DANS L'ANSE DE CARTEAU (COTE MEDITERRANEENNE FRANCAISE).

par

Alain PARACHE et Henri MASSE

Centre d'Océanologie, Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille

ABSTRACT : INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE GROWTH OF *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* IN HANGING CULTURE IN CARTEAU'BAY (FRENCH MEDITERRANEAN COAST)

A step-wise regression analysis was performed on hydrobiological parameters, different parts of the particulate organic matter, and growth rates of both length and weight for marine mussels. We try to define the relationships between mussel growth and environmental factors particularly the nutritional one.

Key words : North-western mediterranean sea, *Mytilus galloprovincialis*, hydrobiological parameters, trophic capacity, environmental conditions, growth, nutritional conditions

RESUME

Une étude hydrobiologique détaillée portant notamment sur l'analyse du matériel particulaire en suspension, ainsi qu'une étude des fluctuations des accroissements linéaires et pondéraux des moules permettent, par une analyse de régression multiple "pas à pas", de rechercher des relations entre l'évolution de la croissance et les principaux descripteurs des conditions hydrobiologiques du site, en particulier celles représentatives de son potentiel nutritif.

Mots clés : Méditerranée Nord Occidentale, *Mytilus galloprovincialis*, hydrobiologie, capacité biotique, relations "milieu-moules"

INTRODUCTION

Sur les côtes méditerranéennes françaises, il existe peu d'études traitant de l'influence des facteurs du milieu sur la croissance des mollusques cultivés, notamment *Mytilus galloprovincialis*. Seul l'étang de Thau a fait l'objet d'études suivies jusqu'à présent (voir la synthèse de Hamon, 1983).

Des études de ce type ont été faites par Parache (1985) sur des moulières naturelles puis par Parache et Massé (1987) sur des moules cultivées sur filières en mer ouverte.

Ce travail a été entrepris dans le cadre d'un projet de développement de la mytiliculture sur les côtes de Provence. Il se situe dans une zone soumise aux apports eutrophisants du Rhône et de la Durance par l'étang de Berre (fig.1). D'autre part, il s'agit d'une zone de production intensive, compte tenu de la densité des mollusques en élevage.

Comme dans les études antérieures (Parache, 1985), ce travail com

N
Fos sur mer
St Gervais
Port de Bouc
Martigues
Port St Louis du Rhône
DIGUE DE FOS
Masse d'eau saumâtre
5,5 Km
CANAL St LOUIS
Mouillage de Carteau
THEY DE LA GRACIEUSE
11 km
Lavera
Masse d'eau marine
PONTEAU
LE GRAND RHONE
They de Roustan
15 Km
0 1800 m
France
Espagne
Mer Méditerranée
Italie
Maroc
Algérie
Tunisie
Cap Couronne
MARSEILLE 25 km
27'
25'
23'
21'
43°19'
4°48' 50' 52' 54' 56' 58' 5° 5'2'

FIGURE 1.- Situation géographique de l'anse de Carteau (golfe de Fos, Méditerranée).

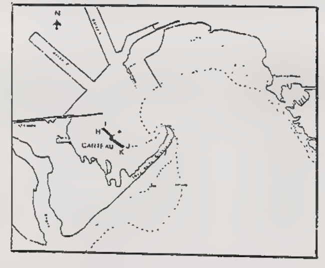


Figure 2.- Position échantillonnée (*) et tables mytilicoles (IJKH).

porte trois volets. Le premier comprend une analyse fine des conditions hydrobiologiques, le second une analyse de la croissance linéaire et pondérale des moules et le troisième la recherche de corrélations entre l'évolution de ces deux séries de mesures, par une analyse de régression linéaire multiple dite "pas à pas".

Le but de la démarche n'est pas tant d'expliquer la croissance des moules, que de mettre en évidence les facteurs du milieu les plus influants. Il s'agit donc d'une tentative visant à une meilleure définition de la capacité biotique d'un site d'élevage conchylicole.

MATERIEL & METHODES

L'Anse de Carteau est localisée dans la partie ouest du Golfe de Fos. Elle est protégée des houles du large par un ensemble de flèches sableuses dont la plus importante est le They de la Gracieuse (Fig. 2).Lors de l'étude, les installations mytilicoles comprenaient essentiellement 30 tables exploitées par les membres d'une coopérative aquicole. Chaque table, de 15 x 50 m, peut porter en moyenne 1000 filières colonisées par les moules sur une longueur moyenne de 3 m.Les premières cordes de captage ont été immergées à la fin de l'hiver 1983-1984.

Les observations ont été conduites de janvier à décembre 1985, selon les protocoles décrits par Parache et Massé (1987) avec une fréquence bimensuelle pour les prélèvements hydrologiques et l'étude du captage, mensuelle pour l'étude de la croissance des moules.

Nous avons retenu 14 descripteurs des conditions hydrobiologiques : sur le plan physico-chimique, la température, la salinité, la teneur en nitrates, nitrites, phosphates et silicates; sur le plan biochimique de la matière particulaire :les quantités de seston total, organique et minéral, sa composition en glucides, lipides et protéines totaux et sa teneur en chlorophylle a et phéopigments. Les méthodes classiques d'analyse ont été décrites par ailleurs (Parache, 1985). Pour cerner l'origine et la qualité de la matière organique particulaire susceptible de caractériser le potentiel nutritif, nous avons considéré 4 indicateurs largement utilisés dans la littérature : les rapports protéines sur glucides, protéines sur chlorophylle a, glucides sur chlorophylle a, ainsi que la somme des composants biochimiques élémentaires protéines (glucides et lipides totaux).

En ce qui concerne les moules, nous avons retenu divers descripteurs de la croissance, en suivant l'évolution d'une classe de taille représentative de la population : l'accroissement linéaire de la coquille (δL), son accroissement pondéral (δW coq.) et l'accroissement pondéral des tissus (δW sec). Chaque accroissement est calculé pour un intervalle d'un mois. Nous avons également pris en compte le grossissement journalier moyen entre deux observations successives en distinguant deux phases, une phase de prégrossissement allant de la fixation à la taille de 30 mm, et une phase de grossissement au-delà de 30 mm de long. L'intérêt de l'utilisation des animaux standard est de fournir une indication sur la vitesse de croissance, indépendamment de l'âge, et, pour une taille donnée, à différentes saisons (Parache, 1985).

De plus, nous avons considéré des animaux de taille standard, constante tout au long de l'année, et pris en compte les taux instantanés de croissance pour les intervalles de taille suivant : de 0,5 à 15 mm, de 15 à 25 mm, de 25 à 35 mm, etc...

Pour l'analyse par la technique de régression linéaire multiple pas à pas, nous avons utilisé un programme informatisé en FORTRAN 77 implanté sur le mini ordinateur HP 1000 du Centre d'Océanologie de Marseille. Cette méthode d'analyse peut être utilisée chaque fois qu'une variable observée dite variable dépendante (descripteur de croissance) doit être exprimée en fonction de deux ou plusieurs variables observées (descripteurs hydrobiologiques) dites indépendantes ou explicatives (Dagnélie, 1982). Cette technique permet de proposer un modèle où les variables ont une hiérarchie décroissante dans le pourcentage d'explication de la variance de la variable indépendante. Le modèle établi permet ainsi de rendre compte du maximum de variance avec le minimum de variables.

RESULTATS

1.- Les conditions de milieu

Le tableau 1 regroupe les données hydrobiologiques obtenues sur le site de Carteau en 1985. Les valeurs présentées sont les moyennes mensuelles (deux observations par mois), effectuées sur un prélèvement d'eau à -2 m de profondeur.

Tableau 1.- Données hydrobiologiques récoltées au cours de l'étude (voir explications dans le texte).

	TEMP	SAL	CHLa	PHE	MEST	MOP	MIP	GLUC	PROT	LIP	P+G+L	P/CHLa	G/CHLa	P/G	NO_3	NO_2	$Si(OH_4)$	PO_4
Février	11,5	34,10	1,37	3,83	5,09	2,79	2,31	76,98	70,82	127,53	275,33	47,5	52,95	1,19	3,26	0,40	3,47	0,95
Mars	11,0	36,54	1,01	0,94	5,91	2,65	3,26	104,76	118,6	185,94	409,1	118,0	104,2	1,13	3,82	0,49	3,33	1,61
Avril	12,5	36,17	12,0	8,29	9,02	4,02	5,0	199,12	524,9	341,8	1065,8	44,22	15,06	3,94	2,08	0,29	1,46	0,99
Mai	16,75	35,19	1,36	0,31	9,78	4,05	3,91	199,66	153,03	169,83	522,54	112,4	146,6	0,76	3,59	0,03	2,5	0,33
Juin	16,0	36,33	0,56	0,49	15,88	2,85	13,04	131,63	78,71	128,04	338,38	146,3	244,7	0,59	1,77	2,96	2,78	1,24
Juillet	21,75	35,284	1,47	5,30	12,7	5,56	7,16	257,6	66,66	88,28	412,53	92,4	244,3	0,32	2,38	0,13	1,07	1,08
Août	17,0	36,66	0,65	1,79	12,12	6,09	6,03	107,53	30,38	142,4	289,68	84,3	175,95	0,47	2,02	0,13	4,87	1,65
Septembre	19,0	35,62	2,64	7,5	10,99	6,55	4,45	221,62	50,48	92,22	364,26	21,65	115,75	0.29	2,38	0,07	3,08	1,0
Octobre	19,75	37,42	1,09	6,09	19,04	3,65	16,39	173,25	80,11	31,52	284,87	96,1	191,95	0,47	1,19	0,02	0,1	0,2
Novembre	12,3	31,05	0,44	0,60	18,07	4,60	13,47	79,2	11,32	79,2	169,72	25,8	180,4	0,14	5,70	0,56	6,82	0,92
Décembre	11,25	35,27	0,81	4,38	17,66	4,25	13,41	170,41	97,86	54,4	322,67	54,45	213,8	0,59	5,97	0,52	6,15	0,27

La température (TEMP) a varié entre 9,5° en janvier et 22°C en juillet. La salinité (SAL) influencée par des apports d'eaux continentales a été minimale en novembre (31 ‰). Cette baisse de la salinité s'accompagne d'une élévation du pourcentage de matière inorganique (MIP) dans le seston (76 % de cendres) . On observe également une augmentation des teneurs en nitrates (NO3) et silicates (Si[OH]4) qui, d'une manière générale, présentent une corrélation négative avec les caractéristiques thermiques et ha-

lines des eaux hivernales.

En ce qui concerne la matière particulaire, les charges sestoniques varient entre 5 et 19 mg/l avec en moyenne une fraction organique (MOP) représentant 40 % du seston total (MESP).

L'analyse des principaux constituants biochimiques de la MOP montre que les teneurs moyennes en glucides (GLUC) sont supérieures à celles des protéines (PROT). Ce n'est qu'en mars-avril, au moment de la floraison phytoplanctonique, que le rapport P/G atteint une valeur voisine de 4. Par ailleurs, on observe de fortes teneurs en lipides particulaires (LIP), supérieures à 30 % du total des constituants analysés; elles sont, en moyenne, légèrement plus importantes que celles en protéines.

Les variations saisonnières des rapports P/CHLa et G/CHL a suggèrent une origine principalement détritique des glucides particulaires. En raison des corrélations positives entre les teneurs en glucides et les températures, on peut penser que ce matériel détritique est lié à l'activité métabolique des mollusques filtreurs, en particulier à la production de pseudofèces et fèces. Cette hypothèse demande à être confirmée et fait actuellement l'objet d'une étude plus détaillée sur la production des biodépots.

Si, à la suite de Widdows et al. (1979), on évalue le niveau de la nourriture disponible par la somme (P+G+L), on observe en 1985 une valeur moyenne de 413 µ/l. Cette estimation met en évidence l'importante valeur nutritive du seston au printemps puisqu'en avril la somme (P+G+L) dépasse 1 mg/l et représente 26,5 % de la MOP. Les valeurs sont les plus faibles en hiver au cours duquel les eaux présentent des teneurs élevées en nutriments.

En résumé, le site de Carteau offre pour la Méditerranée des potentialités nutritives importantes, en particulier au printemps, mais également en été et en automne.

2.- Croissance des moules

L'analyse des populations captées en 1984 et 1985 a été faite par ailleurs (Parache et Massé, en préparation). Le tableau 2 résume les caractéristiques de la sous-population représentative de la population en élevage. Recrutée avec une densité moyenne de 4000 individus par mètre de corde, elle atteint une taille marchande supèrieure à 40 mm, 6 à 9 mois après le captage.

3.- Relations entre les facteurs hydrobiologiques et la croissance des moules

Les résultats obtenus lors de la recherche systématique de relations par la technique des régressions multilinéaires sont regroupés dans les tableaux 3, 4 et 5.

Dans la plage thermique observée, il ne semble pas que la température soit un facteur de premier ordre par son action sur la croissance, en particulier au cours du prégrossissemnt où elle n'apparait qu'une fois (Tabl. 3), à la fin de cette phase (de juin à décembre). Chez les individus âgés elle semble jouer un rôle, le plus souvent négatif, que ce soit sur leur croissance linéaire (Tabl. 3) et pondérale (Tabl. 5), ce qui signifie que la période estivale n'est pas favorable à la croissance.

<u>Tableau 2</u>.- Evolution mensuelle des accroissements instantanés journaliers, évalués en utilisant la formule K = M2 - M1 / t2 - t1 (K accroissement journalier de M; M taille modale en mm, ou poids modal en mg; Mn mesure au temps tn; t2-t1 intervalle entre deux prélèvements successifs, en jours). δL désigne l'accroissement linéaire; δWsec l'accroissement de la chair sèche; δWcoq l'accroissement de la coquille sèche.

MOIS	01-02	02-03	03-04	04-05	05-06	06-07	07-08	08-09	09-10	10-11	11-12
<u>Mode dominant</u>											
δL (mm/j)	0,181	0,129	0,081	0,167	0,102	0,112	0,093	0,078	0,060	0,093	0,103
δWcoq (mg/j)	24,044	21,349	21,383	38,523	63,819	23,774	11,546	57,342	11,364	82,658	5,787
δWsec (mg/j)	5,207	7,978	4,715	20,995	35,319	12,887	22,524	15,031	26,282	1,241	24,159
<u>Animaux standard</u>											
[0,5 - 15 mm]											
δL (mm/j)		0,157	0,115	0,180	0,192	0,192	0,182	0,200	0,115	0,133	0,148
δWcoq (mg/j)		1,368	1,344	3,690	2,731	2,925	4,040	5,931	0,221	0,970	0,774
δWsec (mg/j)		0,238	0,273	1,519	0,556	0,445	0,600	0,348	0,017	0,108	0,175
[15 - 25 mm]											
δL (mm/j)		0,168	0,172	0,171	0,167	0,193	0,232	0,137	0,133	0,136	0,211
δWcoq (mg/j)		6,331	6,869	12,571	10,498	17,247	13,154	8,880	5,926	5,125	9,367
δWsec (mg/j)		0,634	4,592	2,396	1,658	2,006	2,625	1,422	1,230	0,625	1,504
[25 - 35 mm]											
δL (mm/j)		0,152	0,147	0,176	0,152	0,147	0,182	0,131	0,111	0,100	0,181
δWcoq (mg/j)		11,696	9,150	15,473	17,430	19,075	7,128	9,107	3,929	9,108	13,370
δWsec (mg/j)		1,793	5,785	3,408	3,948	1,889	3,386	0,919	0,792	1,516	2,304
[35 - 45 mm]											
δL (mm/j)		0,107	0,133	0,161	0,081	0,086	0,084	0,175			
δWcoq (mg/j)		12,496	24,347	17,608	21,481	21,953	21,000	24,701			
δWsec (mg/j)		2,941	6,301	9,586	7,148	2,158	2,760	2,946			
[45 - 55 mm]											
δL (mm/j)		0,161	0,127	0,107	0,088	0,076	0,083	0,076	0,143		
δWcoq (mg/j)		23,265	29,363	12,292	30,801	23,405	8,244	8,107	41,474		
δWsec (mm/j)		6,770	7,016	13,365	12,445	2,870	5,916	-4,845	22,298		
[55 - 65 mm]											
δL (mm/j)		0,079	0,147	0,100	0,064	0,058	0,064	0,058	0,135	0,142	
δWcoq (mg/j)		14,352	31,900	31,711	47,692	18,779	13,992	10,389	42,565	59,878	
δWsec (mg/j)		7,439	7,670	17,214	26,850	2,776	8,084	-8,738	35,985	-9,922	
[65 - 75 mm]											
δL (mm/j)				0,150	0,061	0,112	0,070	0,060	0,061	0,083	0,095
δWcoq (mm/j)				46,014	61,675	23,665	20,196	28,424	15,159	60,700	48,608
δWsec (mm)				22,714	38,889	12,349	13,60	-14,821	31,344	-7,205	11,458
[> 75 mm]											
δL (mm/j)								0,079	0,092	0,078	0,129
δWcoq (mg/j)								49,771	8,537	61,622	35,733
δWsec (mg/j)								-9,325	31,700	18,37	-38,815
<u>Prégrossissement</u> (<30 mm)											
δL (mm/j)		0,169	0,151	0,202	0,192	0,214	0,207	0,196	0,133	0,136	0,181
δWcoq (mg/j)		5,363	5,512	6,415	4,834	4,742	8,737	8,331	5,926	5,125	13,370
δWsec (mg/j)		0,661	4,990	3,416	1,129	1,034	1,555	0,348	1,230	0,625	2,304
<u>Grossissement</u> (>30 mm)											
δL (mm/j) >30 mm		0,129	0,158	0,187	0,088	0,073	0,069	0,067	0,135	0,125	0,150
>50 mm		0,227	0,170	0,100	0,064	0,121	0,060	0,060	0,061	0,083	0,073
>60 mm		0,079	0,147	0,150	0,061	0,103	0,074	0,082	0,070	0,078	0,129
δWcoq >30 mm		12,096	24,982	21,930	30,801	22,417	13,862	9,248	42,565	50,389	62,796
>50 mm		32,707	35,847	31,711	47,692	29,114	16,236	28,424	15,159	60,700	17,744
>60 mm		14,352	31,900	46,014	61,675	18,217	22,968	52,476	8,537	61,622	35,733
δWsec >30 mm		1,793	6,264	12,096	9,508	4,003	6,396	-4,845	35,552	-9,922	13,259
>50 mm		9,282	8,785	17,214	26,850	12,520	13,9	-14,821	31,844	-7,205	-9,718
>60 mm		7,489	7,670	22,714	38,889	13,179	21 77	-16,045	31,700	18,37	-38,815

Tableau 3.- Equations multilinéaires obtenues par la méthode de régression multiple pas à pas; la variable expliquée Y est l'accroissement linéaire (δL).

VARIABLE EXPLIQUEE (Y) Y = dL / dt	VARIABLE(S) EXPLICATIVES(S) Xi (i=1 à 13) RANGEES PAR ORDRE DECROISSANT D'EXPLICATION R^2 (pourcentage de variance expliquée)				
Au cours du prégrossissement					
janvier - juin 1985	PROT (97,7 %)	- SAL (99,9 %)			
juin - décembre 1985	- PHEO (64,3 %)	TEMP (88,8 %)	$Si(OH)_4$ (98,6 %)	GLUC (99,99 %)	
Au cours du grossissement					
janvier > 30 - 40 mm	- G / CHLa (37,0 %)	SEST. MIN. (75,2)			
à > 50 mm	- SEST. ORG. (61,7 %)				
décembre > 60 mm	- TEMP (48,1 %)				
En fonction de la taille					
0 - 15 mm					
15 - 25 mm					
25 - 35 mm	- SAL (36,8 %)	P + G + L (66,5 %)			
35 - 45 mm	- SEST. TOT (57,9 %)				
45 - 55 mm					
55 - 65 mm					
65 - 75 mm	P/G (62,7 %)	SEST. TOT. (85,9)	NO_2 (96,0)	- SAL (98,8)	PHEO (99,9 %)
75 - 85 mm	- SAL (99,0 %)	- $Si(OH)_4$ (99,9 %			

Le facteur salinité par contre revient plus souvent, en particulier au niveau de l'évolution de la coquille (Tabl. 5). Il convient de noter un antagonisme entre l'influence de ce facteur sur la croissance linéaire de la coquille et celle de son poids. Les relations sont négatives dans le premier cas, positives dans le second. Il semble donc que la dessalure favorise la croissance linéaire (coquilles fragiles) et le caractère marin des eaux favorise l'accroissement du poids de la coquille (coquilles plus solides). De même, la dessalure ne semble pas favoriser l'accroissement pondéral des tissus des moules de taille marchande (Tabl. 4, tailles 45-55 mm).

D'une manière générale, les facteurs nutritionnels jouent un rôle dominant dans l'explication de la croissance puisqu'ils ressortent sous diverses formes. En particulier, en ce qui concerne l'accroissement linéaire (Tabl. 3) les teneurs du matériel particulaire en protéines, glucides, ou la somme des constituants biochimiques élémentaires (P,G,L) favorisent le prégrossissement et le grossissement (plus de 50 % de la variance totale sont ainsi expliqués).

Au niveau de l'accroissement pondéral de la coquille (Tabl. 5), les relations sont beaucoup plus complexes; toutefois, les sels nutritifs qui sont le moteur de la production primaire (NO3, NO2) sont bien corrélés à l'accroissement pondéral de la coquille.

En ce qui concerne la chair des moules, les teneurs en glucides et lipides du matériel particulaire semblent jouer un rôle positif sur le grossissement (37 à 94% de la variance). L'apparition indirecte de la chloro-

Tableau 4.- Equations multilinéaires obtenues par la méthode de régression multiple pas à pas; la variable expliquée Y est l'accroissement de la chair sèche (dWsec).

VARIABLE EXPLIQUEE (Y) Y = dW sec / dt	VARIABLE(S) EXPLICATIVES(S) Xi (i=1 à 18) RANGEES PAR ORDRE DECROISSANT D'EXPLICATION R^2 (pourcentage de variance expliquée)				
Au cours du prégrossissement					
janvier - juin 1985	- Si (OH)4 (98,5 %)	- P/G (99,9 %)			
juin - décembre 1985	- PROT (91,1 %)	- PO4 (99,5 %)	- G/CHLa (99,97 %)	NO2 (99,99 %)	
Au cours du grossissement					
janvier > 30 mm	- P/CHL a (36,9 %)				
à > 50 mm	GLUC (36,9 %)	- SEST. TOT. (62,4 %)			
décembre > 60 mm	- Si(OH)4 (63,6 %)				
En fonction de la taille					
0 - 15 mm	LIP (69,9 %)	TEMP (80,7 %)	- GLUC (88,6 %)	- SAL (93,6 %)	- Si(OH)4 (97,7)
15 - 25 mm					
25 - 35 mm					
35 - 45 mm					
45 - 55 mm (*)	LIP (79,0)	NO3 (91,1)	TEMP (99,3)	SEST. TOT. (99,98)	- PO4 (99,99)
55 - 65 mm					
65 - 75 mm					
75 - 85 mm	GLUC (94,0)	SAL (99,99)			

Tableau 5.- Equations multilinéaires obtenues par la méthode de régression multiple pas à pas; la variable expliquée Y est l'accroissement de la coquille sèche (dWcoq).

VARIABLE EXPLIQUEE (Y) Y = dWcoq/dt	VARIABLE(S) EXPLICATIVES(S) Xi (i=1 à 18) RANGEES PAR ORDRE DECROISSANT D'EXPLICATION R^2 (pourcentage de variance expliquée)			
Au cours du prégrossissement				
janvier - juin 1985	GLUC (97,5 %)	- P/CHLa (99,9 %)		
juin - décembre 1985	- PROT (84,5 %)	- PO4 (95,99 %)	Si(OH)4 (98,6 %)	GLUC (99,99 %)
Au cours du grossissement				
janvier > 30 - 40 mm	SEST. TOT. (37,8 %)	NO3 (61,3 %)	- G/CHLa (76,6 %)	
à > 50 mm	- PO4 (32,3 %)	SAL (60,6 %)	- GLUC (88,6 %)	NO3 (94,1 %)
décembre > 60 mm				
En fonction de la taille				
0 - 15 mm				
15 - 25 mm	NO2 (46,1 %)			
25 - 35 mm	- SEST. ORG. (40,7 %)			
35 - 45 mm	SAL (62,2 %)	- P/G (85,0 %)		
45 - 55 mm				
55 - 65 mm	- PO4 (54,9 %)			
65 - 75 mm	- PO4 (57,0 %)	- TEMP (77.6 %)		
75 - 85 mm	G/CHLa (86,4 %)	SAL (99,99 %)		

phylle a par le biais des rapports P/Chl a et G/Chl a caractérise l'aspect phytoplanctonique vivant du matériel particulaire. Plus la chlorophylle est abondante plus ces rapports sont faibles; il existe donc des relations négatives entre ces rapports et l'accroissement pondéral des tissus des moules. Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que les variations de poids des tissus sont largement dominées par le cycle de reproduction qui interfère fortement avec l'accroissement pondéral somatique.

DISCUSSION

L'étude des conditions de milieu confirme le caractère estuarien et eutrophe de la zone de Carteau, avec la grande instabilité hydrobiologique que cela entraîne. En effet, comme le fait remarquer Arfi (1984), nous sommes en présence d'un ensemble hydrologique stratifié dominé par le régime des vents.En période de brises côtières ou de vents des secteurs sud-ouest à est, la stratification est forte et caractérisée par une dessalure de surface. Au contraire, par régime de vents des secteurs ouest à nord, on observe une homogénéisation due au retour des eaux marines subsuperficielles par basculement. Cette situation caractérise la tendance dominante des conditions hivernales. Le meilleur indicateur de ce phénomène est certainement la richesse en nutriments des eaux. C'est également ce qui ressort de l'étude de Folack (1986) réalisée sur le même site en 1984.

Malgré le caractère estuarien des eaux, où domine habituellement la fraction détritique qui peut atteindre 90 % du seston total (Héral et al, 1980),à Carteau les particules en suspension présentent une teneur moyenne élevée en matière organique qui n'est pas essentiellement d'origine détritique mais qui correspond à l'existence de blooms phytoplanctoniques d'espèces marines (Folack, 1986).Ce dernier point est attesté par la haute valeur nutritive du seston puisque la somme (P+G+L) représente 26,5 % de la MOP au printemps. A titre d'exemple, dans les eaux oligotrophes du courant liguro-provençal, ce pourcentage n'est que de 6 % (Parache, 1985); il est en moyenne de 16,6 % dans le bassin ostréicole de Marennes-Oléron (Héral et al., 1980).

En ce qui concerne les teneurs en lipides trouvées à Carteau (en moyenne 33 % de la nourriture disponible), elles sont fortes par rapport aux valeurs moyennes de la littérature qui n'excèdent pas 20 % (Nival et al., 1972; Martin et al., 1977; Widdows et al., 1979; Heral et al., 1980). Elles seraient à rattacher à l'abondance des dinoflagellés riches en acides gras "essentiels" (Folack, 1986) et à la présence d'acides polyinsaturés à longues chaînes dans les particules comprises entre 20 et 200 µm (Siron et Giusti, 1985). Toutefois, d'après Moal et al.(1985), on peut penser que la méthode utilisée surestime les teneurs en lipides en dosant l'ensemble du matériel liposoluble.

D'une manière générale, les valeurs observées sont caractéristiques des zones eutrophisées méditerranéennes (Blanc et Leveau, 1973; Benon et al., 1977;Kim, 1980). Le fait que la zone conchylicole soit ouverte largement sur la mer Méditerranée offre plusieurs avantages : d'une part, les risques d'accumulation des biodépots et de confinement sont limités, d'autre part, les écarts thermiques et halins sont tamponnés. Les moules en élevage n'ont pas à subir les conditions thermiques extrêmes du type de celles observées dans les étangs méditerranéens, à Thau par exemple (Hamon, 1983). Les limites écophysiologiques déterminées par Riva et Massé (1985), qui sont de 20 ‰ pour la salinité et de 28°C pour la température, ne sont

pas atteintes à Carteau.

Dans la gamme des salinités mesurées au niveau des élevages, la dessalure semble favoriser la croissance linéaire des coquilles des moules au détriment de leur accroissement pondéral. Il est certain que les facteurs nutritionnels sur le plan qualitatif ou quantitatif ont un effet prépondérant sur la croissance des moules à Carteau. Bien qu'il n'ait pas toujours été possible de mettre en avant un descripteur privilégié de ce potentiel nutritif, comme Widdows et al. (1979) ont pu le faire avec la somme (P+G+L) du matériel particulaire pour la croissance de *Mytilus edulis*, ces composants reviennent régulièrement comme facteurs explicatifs. Ces résultats rejoignent ceux de Heral et al. (1984),Bodoy et Plante-Cuny (1984),Parache (1985),Parache et Massé (1987),notamment en ce qui concerne l'importance des teneurs en glucides et protéines du matériel particulaire.

Il est enfin clair que, dans un milieu aussi hétérogène au plan spatio-temporel que celui de l'anse de Carteau où les origines de la matière organique particulaire sont multiples, les caractéristiques et la composition biochimique élémentaire du matériel filtré par les moules sont très variables. De là, provient certainement la difficulté majeure à trouver des descripteurs simples du potentiel nutritif, le changement du régime des vents se traduisant par le passage, en quelques heures, de conditions estuariennes à des conditions franchement marines. En effet, la zone de Carteau n'est soumise qu'à des marées barométriques de faible amplitude. Il s'en suit que les courants sont essentiellement dûs aux vents. Leur vitesse moyenne est très nettement infèrieure à celle des zones conchylicoles des mers à marées importantes telles le bassin de Marennes-Oléron ou la Ria de Arosa en Gallice. Il sera donc essentiel de prendre en compte la vitesse de renouvellement des masses d'eaux dans les études ultèrieures, car elle joue un rôle capital dans le renouvellement du potentiel nutritif, mesuré de façon instantané dans cette étude. Ce facteur est d'autant plus important qu'une production intensive est envisagée dans la zone.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARFI, R., 1984. Gulf of Fos (France) : Main hydrological features (1976-1978). *Hydrobiol.*, 118 : 187-194.

BENON, P., BOURGADE, B., et KANTIN, R., 1977. Impact de la pollution sur les écosystèmes méditerranéens côtiers : aspects planctoniques. *Thèse de 3ème cycle, Univ. Aix-Marseille* II,Tome 1 : 400p.

BLANC, F., et LEVEAU, M., 1973. Plancton et eutrophie. Aire d'épandage rhodanienne et golfe de Fos (traitement mathématique des données). *Thèse Etat ès Sci. nat., Univ. Aix-Marseille* II.

BODOY, A., et PLANTE-CUNY, M.R., 1984. Relations entre l'évolution saisonnière des populations de palourdes (*Ruditapes decussatus*) et celles des microphytes benthiques et planctoniques (golfe de Fos, France). *Haliotis*, 14 :71-78.

DAGNELIE, P., 1982. Analyse statistique à plusieurs variables. *Les Presses Agronomiques de Gembloux*, : 1-362.

FOLACK, J., 1986. Variations mensuelles de la biomasse et de la production du phytoplancton d'une zone côtière d'intérêt aquicole : anse de Carteau -Golfe de Fos. *Thèse 3ème cycle, Univ. Aix-Marseille* II, Tome 1, 168pp., Tome 2, 110pp.

HAMON, P.Y., 1983. Croissance de la moule *Mytilus galloprovincialis* (LMK) dans l'étang de Thau. Estimation des stocks de mollusques en élevage. *Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. & Tech.Languedoc, Montpellier*, : 1-131.

HERAL, M., RAZET, D., MAESTRINI, S., et GARNIER, J., 1980. Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron. Apport énergétique pour la nutrition de l'huitre. *Cons.Intern. Explor. Mer., C.M.* 1980/L, 44 : 1-14.

HERAL, M., DESLOUS-PAOLI, J.M., RAZET, D., et PROU, J., 1984. Essai de mise en évidence in situ de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau

et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître. *Océanis*, 10(4) : 465-475.

KIM, K.T., 1980. Contribution à l'étude de l'écosystème pélagique dans les parages de Carry-le-Rouet (Méditerranée Nord-Occidentale). 2- ATP, pigments phytoplanctoniques et poids sestonique. *Thétys*, 9(3) : 215-233.

MARTIN, A.G., RIAUX, C., et GRALL, J.R., 1977. Distribution de la matière organique particulaire dans l'estuaire de la Penzé (Nord-Finistère). *J. Rech.Océanogr.*, 2(2) : 13-19.

MOAL, J., SAMAIN, J.F., LE COZ, J.F., et DANIEL, J.Y., 1985. Protéines, glucides, lipides particulaires : aspects méthodologiques. *Océanis*, 11(5) : 487-502.

NIVAL, P., MALARA, G., CHARRA, R., et BOUCHER, D., 1972. La matière organique particulaire en Méditerranée Occidentale en mai 1970. -Chlorophylles, protides, glucides, mission "Médiprot II" du Jean-Charcot. *Ann. Inst. Océanogr.*, 48(2) : 141-156.

PARACHE, A., 1985. Contribution à l'étude de la croissance de *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis* (LMK). Influence des conditions de milieu. *Thèse de Doct. en Sci., Océanologie, Univ. Aix-Marseille* II, 250pp.

PARACHE, A., et MASSE, H., 1987. Croissance de *Mytilus galloprovincialis* Lmk sur filières en mer ouverte, en Méditerranée Nord-Occidentale. *Haliotis*, 15 (sous-presse).

RIVA, A., et MASSE, H., 1985. Etude écophysiologique de quelques mollusques bivalves. *Ifremer, Actes de Colloques*, 1 : 45-62.

SIRON, R., et GIUSTI, G., 1985. Composition en acides gras du plancton du golfe de Fos. *C.R. Acad. Sci. Paris ser.* III, 5 : 191-194.

WIDDOWS, J., FIETH, P., et WORRAL, C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. biol.*, 50 : 195-207.

HALIOTIS, 16 (1987) : 149 - 158

RELATIONS ENTRE LA NOURRITURE DISPONIBLE ET LA PRODUCTION DE MOLLUSQUES EN MILIEU ESTUARIEN : VARIABILITE TEMPORELLE DE LA COLONNE D'EAU.

par

M. HERAL, J.M. DESLOUS-PAOLI, J. PROU et D. RAZET

IFREMER, Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles (LEC)
B.P. 133, 17390 La Tremblade (France).

RESUME : L'étude des relations trophiques in situ mollusques-milieu nécessite une acquisition de données représentant le mieux possible la variabilité des populations de mollusques et des facteurs du milieu. Pour l'eau, les paramètres principaux à saisir sont la température, la charge sestonique et la biomasse phytoplanctonique. Chacun de ces paramètres nécessite une stratégie d'échantillonnage différente. En milieu estuarien les mesures de températures présentent peu de variabilité et peuvent être suivies ponctuellement avec une périodicité de 15 jours. Par contre, les variations de charges sestoniques sont élevées au cours de la journée, en fonction de l'intensité des courants et de l'état de la mer, induisant une stratégie d'échantillonnage qui prend en compte ces variabilités. En ce qui concerne la biomasse phytoplanctonique, elle présente un cycle annuel marqué mais les variations en point fixe mettent en évidence une variabilité due aux différentes masses d'eau échantillonnées.

Mots clés : Stratégie d'échantillonnage, variabilité temporelle, relations trophiques, écosystème estuarien.

RELATIONSHIPS BETWEEN THE AVAILABLE FOOD AND THE PRODUCTION OF MOLLUSCAN IN AN ESTUARY : VARIABILITY AND SAMPLING STRATEGY.

ABSTRACT : The study of the trophic relations needs to collect data which can best represent the variability of the populations of molluscan and the parameters of the water. For the water, the main parameters which play a role on the production of molluscan in an estuarine area are the temperature, the seston, and the phytoplanctonic biomass. For the temperature it is proposed to sample only twice a month. At the contrary for seston variations which are very large on a tidal cycle and correlated with the currents and the waves, it is necessary to take in count this variability. For the phytoplancton, the annual cycle is well characterized, but the variability at a station is depending on the caracteristic of each water masses. The authors suggest that a sampling strategy in a tidal cycle is necessary to study trophic relations between plankton and benthos.

Key words : Sampling strategies, time variations, trophic relationships, estuarine ecosystem

L'étude des relations trophiques in situ, mollusques-milieu nécessite une acquisition de données représentant le mieux possible l'évolution des populations de mollusques et des facteurs du milieu ainsi que leur variabilité. Si pour les mollusques, les mesures bi-mensuelles voire mensuelles des productions tissulaires intègrent les fluctuations, elles peuvent être cependant imprécises pour la détermination des variations fines tel l'amaigrissement hivernal. De même, chez les mollusques à gonade diffuse, l'estimation de l'effort de reproduction nécessite un pas de mesure plus rapproché. L'étude des paramètres trophiques de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment est beaucoup plus complexe car elles présentent, particulièrement en milieu côtier une forte hétérogénéité. Un certain

nombre d'auteurs, parallèlement à des observations fines de la croissance tissulaire de différentes espèces de mollusques ont réalisés des mesures de paramètres biotiques et abiotiques caractéristiques de la qualité trophique de l'environnement immédiat des populations étudiées (tableau 1).

Tableau 1 : Effets positifs ou négatifs de paramètres trophiques sur la production de mollusques lamellibranches.

AUTEURS	FACTEURS POSITIFS	ESPECES
Hargrave et Peer, 1973	Chl a	Biomasse benthique
Lelong et Riva, 1976	Phytoplancton Température Salinité	Ruditapes decussatus
Wildish et al., 1981	Log ATP x courant	Lamellibranches
Deslous-Paoli et al., 1982	chl a et glucides	Crassostrea gigas
Kautsky, 1982	Température + Chl a	Mytilus edulis
Bodoy et Plante-Cuny, 1984	chl a + production primaire	Ruditapes decussatus
Héral et al., 1984	T, Chla, phéo substances dissoutes	Crassostrea gigas
Wildish et Kristmanson, 1984	ATP x courant	Mytilus edulis
Fréchette et Bourget, 1985	chlo + pheo POM	Mytilus edulis
Parache, 1985	glucides particulaires protéines particulaires	Mytilus galloprovincialis adulte Mytilus galloprovincialis juvénile
Wildish et Kristmanson, 1985	seston x courant	Mytilus edulis
Parache et Massé, 1986	pheo, protéines particulaires	Mytilus galloprovincialis
Parache et Massé, 1987	glucides particulaires lipides particulaires	Mytilus galloprovincialis
AUTEURS	**FACTEURS NEGATIFS**	**ESPECES**
Vahl, 1980	seston	Chlamys islandica
Deslous-Paoli et al., 1982	seston	Crassostrea gigas
Héral et al., 1983	seston	Crassostrea gigas
Deslous-Paoli et Héral, 1984	seston	Crassostrea gigas

La matière organique particulaire et sa composition, fonction des concentrations des sites, est en relation étroite avec la croissance des mollusques comme l'ont montré un certain nombre d'auteurs (tableau 1). Ainsi par exemple, en milieu estuarien, la charge sestonique élevée produit un effet négatif sur la croissance, induisant un amaigrissement marqué pendant les périodes hivernales. S'il n'apparait pas de relations étroites entre la production de chair et la matière organique détritique, par contre la croissance pondérale est liée à la biomasse chlorophyllienne (Héral et al., 1983-1984 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984). A l'opposé en Méditerranée, dans des milieux peu turbides, la matière organique assimilable par les mollusques au sens de Widdows et al. (1971) c'est à dire la somme des protides, lipides et glucides particulaires regroupant la matière organique labile d'origine phytoplanctonique, bactérienne ou détritique mais facilement lysable (Etcheber et al., 1985) est en relation étroite avec la croissance des moules (Parache, 1985 ; Parache et Massé,

1986-1987). De même Wildish et Kristmanson (1984-1985) mettent en évidence expérimentalement, avec des charges sestoniques faibles une relation entre la croissance de la moule et la teneur en seston vivant mesurée par l'ATP en fonction des courants. Fréchette et Bourget (1985) montrent in situ qu'une population de moule entraîne une déplétion en matière organique fonction du courant. L'ensemble de ces résultats suggère que les populations de bivalves pourraient être dans des conditions de nourriture limitantes en particulier dans des milieux fermés où la circulation résiduelle des masses d'eau est faible. Il apparait en outre que les principaux paramètres à retenir pour expliquer la croissance des mollusques sont la température, la charge sestonique, la matière organique particulaire et la biomasse phytoplanctonique.

Cependant mettre en évidence in situ les liaisons entre les paramètres nutritifs et les populations de mollusques, nécessite d'adopter une stratégie d'échantillonnage de la colonne d'eau adéquate permettant d'apprécier les fluctuations temporelles des constituants de la matière organique particulaire. Or les malacologistes qui étudient simultanément les mollusques et leur milieu environnant développent des stratégies adaptées pour l'étude des mollusques mais appliquent des stratégies souvent très rustiques pour la colonne d'eau : prélèvement ponctuel mensuel.

Mettre en relation la production de mollusques en un point avec la biomasse phytoplanctonique nécessite d'échantillonner les différentes masses d'eau qui vont défiler en ce point. Cette approche eulerienne permet de préciser les microévolutions des facteurs trophiques et s'oppose à un échantillonnage spatial lagrangien. Cette dernière stratégie peut s'appliquer pour l'étude des relations trophiques des mollusques lorsqu'il est nécessaire de comparer des stations différentes, elle sera cependant plus macroévolutive, car la périodicité des études en plusieurs points est plus réduite pour un problème de coût. Dès 1972, Platt montre que la répartition du phytoplancton est hétérogène à toutes les échelles correspondant aux échelles hydrodynamiques. Riaux (1984) précise que la stratégie d'échantillonnage est très importante dans les milieux côtiers instables. Dans une récente discussion, Frontier, Ibanez, Laurec (1987) soulèvent le problème statistique d'une stratégie d'échantillonnage adéquate pour le zooplancton, mais on peut appliquer au phytoplancton leurs conclusions :

- difficultés dans la définition d'une population précise et délimitée permettant l'application d'un plan d'échantillonnage,
- difficultés dans la définition des strates
- limitations de l'échantillonnage par un coût imposé

Cependant dans l'approche eulérienne qui nous intéresse pour un couplage benthos-pelagos le problème est plus de définir un intervalle de temps qui implique une connaissance préalable des hétérogénéités majeures.

METHODES

Pour la baie de Marennes-Oléron, il est présenté dans ce travail une approche eulérienne en une station avec 8 prélèvements en demi cycle de marée diurne avec une périodicité de 1,5 heures en marée de vives eaux et en marée de mortes eaux à raison de deux demi cycle par mois pendant deux ans (fig. 1). Cette stratégie a été retenue car antérieurement Héral et al. (1983) ont démontré que pour un certain nombre de paramètres, la variabilité journalière en un point était supérieure à la variabilité géographique ou à la variabilité saisonnière. L'hydrodynamisme (courant et déplacement résiduel des masses d'eaux) étant très différent selon les caractéristiques de la marée, la périodicité retenue est de 15 jours en alternant un cycle de mortes eaux et un cycle de vives eaux. Par ailleurs, ce pas de temps semble correspondre en milieu eutrophe mais turbide, à la durée de maintien des blooms phytoplanctoniques. Les résultats de cette stratégie d'échantillonnage sont comparés avec un suivi lagrangien ponctuel de type RNO (Réseau National d'Observation de la qualité des eaux), réalisé depuis 1977 sur 5 stations avec un pas de temps de 15 jours en mortes eaux et en vives eaux à mi-marée haute (Héral et al., 1984).

Figure 1 : Localisation de la station de prélèvement.

Les résultats présentés concernent les principaux paramètres qui controlent dans cet écosystème la croissance de l'huître *Crassostrea gigas* :température, charge sestonique, biomasse phytoplanctonique exprimée par la concentration en chlorophylle a. Parallèlement les paramètres physiques sont suivis : courant, état de la mer, hauteur de la houle et vitesse du vent. Les méthodes et techniques de dosages utilisées sont identiques à celles décrites dans Héral et al. (1983).

RESULTATS

1°) Température

Généralement, la variabilité quotidienne de la température est faible suite à l'inertie calorique des masses d'eau (fig. 2). L'écart-type des observations varie entre 1 et 3°C signifiant que 95 % des observations sont situées dans une fourchette de 2 à 6°C. Cette variabilité quotidienne est non négligeable et est principalement due à la faible hauteur d'eau et à l'importance de l'estran vaseux qui absorbe de la chaleur à marée basse, la restituant au flot. Une mesure ponctuelle dans la journée à mi-marée haute en début d'après-midi est peu différente de la moyenne diurne calculée sur le demi-cycle de marée.

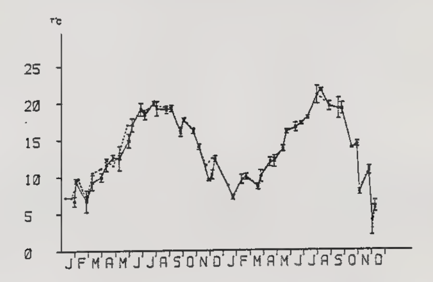
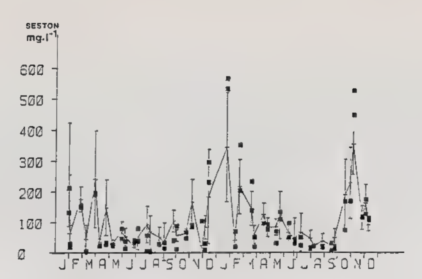


Figure 2 : Evolution de la température en °C. (+) prélèvement ponctuel, (■) moyenne du cycle de marée avec l'écart-type des observations (I).

2°) Charge sestonique

L'évolution des teneurs en matières en suspension met en évidence des concentrations élevées en hiver dépassant en moyenne 300 $mg.l^{-1}$ (fig. 3). La variabilité journalière hivernale est grande en particulier en vives eaux avec un écart-type bien souvent égal à la moitié de la moyenne, 95 % des observations sont donc comprises entre 0 et 2 fois la valeur moyenne. En mortes eaux, les charges en suspension sont plus faibles ainsi que leur variabilité. L'échantillonnage ponctuel entraîne, en hiver, une large surestimation en vives eaux et des valeurs différentes de la moyenne le reste de l'année avec des valeurs généralement inférieures, les prélèvements étant effectués à mi-marée haute alors que le maximum de turbidité est souvent observé à basse mer. Pour déterminer les facteurs qui contrôlent la charge sestonique de la colonne d'eau, les teneurs en seston des prélèvements en cycle de marée sont mis en relation avec la vitesse du courant, le coefficient de marée, la vitesse du vent, l'état de la mer, l'amplitude de la houle et la hauteur de la colonne d'eau.



<u>Figure 3</u> : Evolution de la charge sestonique : prélèvements pontuels (■), moyenne du cycle de marée (+) avec l'écart-type des observations (Ī).

La matrice des corrélations interparamètres met en évidence que la charge sestonique est en relation avec la houle, l'état de la mer, la vitesse du vent, la vitesse du courant (tableau 2).

<u>Tableau 2</u> : Matrice des corrélations pour 308 observations.
COU : courant, X1 : hauteur d'eau du prélèvement, COEFF : coefficient de marée, ETAT : état de la mer, VITV : vitesse du vent, HOUL : amplitude de la houle, SES : charge sestonique. Les coefficients de corrélations soulignés sont significatifs au seuil de 1 %.

	COU	X1	COEFF	ETAT	VITV	HOUL	SES
COU	1.0000						
X1	0.0494	1.0000					
COEFF	0.0985	-0.0339	1.0000				
ETAT	0.0568	0.0517	0.0652	1.0000			
VITV	0.0375	0.0709	0.0553	<u>0.5998</u>	1.0000		
HOUL	0.0602	0.0594	0.0147	<u>0.4970</u>	<u>0.4966</u>	1.0000	
SES	<u>0.3283</u>	0.0947	0.1236	<u>0.3600</u>	<u>0.3721</u>	<u>0.4149</u>	1.0000

Une régression multilinéaire avec comme variable expliquée la charge sestonique donne comme équation (logiciel stat ITCF) :

seston = 10,84 + 38,83 courant + 88,33 houle - 6,61 hauteur d'eau + 4,3 vitesse du vent

Après application du test F, le coefficient de marée n'apporte pas de gain significatif de variance. Le coefficient de corrélation multiple est de 0,57 et seulement 33 % de la variance de la charge sestonique sont expliqués par ces paramètres.

De même dans une analyse en composante principale (logiciel stat ITCF) où l'axe 1 représente 90,5 % des variations et l'axe 2, 4,6 %, il se confirme que la charge sestonique est liée à l'état de la mer, la vitesse du courant et la vitesse du vent alors qu'elle est indépendante de la salinité et donc des apports estuariens et des coefficients de marée (fig. 4).

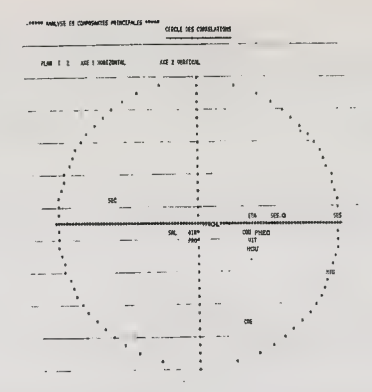


Figure 4 : Analyse en composante principale sur données brutes (matrice de variances covariances). Nombre d'observations : 284, nombre de variables : 16.
SES : seston, NTU : turbidité, SES.O : seston organique, ETA : état de la mer, COU : vitesse du courant, VIT : vitesse du vent, PPR : profondeur du prélèvement, HOU, amplitude de houle, CHL : chlorophylle a, PHEO : phéopigments, COE : coefficient de marée, DIR : direction du vent, PRO : hauteur de la colonne d'eau, SEC : transparence Secchi, SAL : salinité.

Ainsi il est mis en évidence que dans le bassin de Marennes-Oléron la charge sestonique présente une grande variabilité journalière en relation avec les paramètres physiques et météorologiques qui peuvent varier très rapidement dans la journée. Un échantillonnage ponctuel ne peut donc être représentatif de la charge sestonique qui contrôle, à de fortes teneurs, la consommation de nourriture (Deslous-Paoli et al., 1987) et la production de chair (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984).

3) Biomasse phytoplanctonique

Mesurée par la concentration en chlorophylle a, elle présente un bloom printanier marqué (fig. 5) au mois de mai avec des concentrations maximales moyennes de 12 à 17 $\mu g.l^{-1}$ selon les années. la variabilité des observations en chlorophylle a est grande pendant ces blooms avec des eaux de basse mer à faible concentration phytoplanctonique tandis que les eaux de haute mer présentent une biomasse plus importante. Les prélèvements ponctuels à mi-marée correspondent par hasard à la moyenne des résultats quotidiens, l'échantillonnage des eaux de mi-marée haute possédant une concentration moyenne. Les blooms automnaux (4 à 6 $\mu g.l^{-1}$) sont plus irréguliers et leur échantillonnage ponctuel n'est pas représentatif de la qualité trophique moyenne des eaux, alors que leur importance pour la physiologie des

mollusques est grande du fait de l'accumulation de glycogène permettant à l'animal de survivre sur ses réserves pendant la période hivernale largement déficitaire en phytoplancton. L'échantillonnage ponctuel induit des valeurs largement erronées en hiver surestimant parfois d'un facteur 3 les concentrations moyennes.

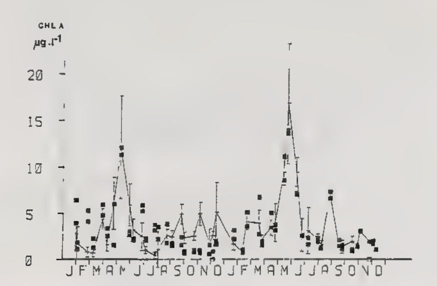


Figure 5 : Evolution des teneurs en chlorophylle a : prélèvements ponctuels (■), moyenne du cycle de marée (+) avec l'écart-type des observations (I).

Dans l'analyse en composantes principales, il apparait que les variations des teneurs en chlorophylle a ne sont pas en relation avec les paramètres physiques retenus contrairement aux phéopigments qui sont liés au courant et à l'état de la mer car comme le seston organique et le seston total, ils viennent de l'interface eau-sédiment et sont remis en suspension.

DISCUSSION

L'étude des relations benthos-pelagos nécessite une appréhension correcte de la variabilité temporelle des paramètres trophiques. Dans ce travail, en comparant deux stratégies d'échantillonnages, l'une ponctuelle de type RNO, l'autre en cycle de marée, il apparait que, dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron, chacun des paramètres nécessite une stratégie d'échantillonnage différente. Ainsi, les mesures de températures peuvent être effectuées ponctuellement au milieu de la journée.

Par contre les variations de charges sestoniques sont fortes au cours de la journée en relation avec l'intensité des courants et de l'état de la mer nécessitant une approche repétitive en une même station. Pour la biomasse phytoplanctonique, les variations en point fixe mettent en évidence une variabilité due aux différentes masses d'eau échantillonnées de caractériques soit plus océanique, soit plus estuarienne.

Ainsi il sera nécessaire dans cet écosystème de poursuivre une approche répétitive en cycle de marée pour l'étude des relations trophiques. Deux échelles temporelles ne sont pas

prospectées dans l'approche présentée :

1°) Etude de la micro variabilité intra-journalière entre les prélèvements effectués toutes les 1 h 30 en cycle de marée.

2°) Suivi de la variabilité inter-journalière entre un cycle de marée de vives-eaux et de mortes-eaux.

La solution à la première question peut être résolue par un suivi par fluorimétrie et turbidimétrie en continu relié à une centrale d'acquisition. Par contre la connaissance de la variabilité quotidienne nécessite de multiplier le nombre de sorties et se heurte au coût fixé pour l'échantillonnage.

Parallèlement une recherche des comportements des mollusques face à ces variabilités de la nourriture doit être poursuivie, ainsi Fréchette et Brouget (1987) suggèrent qu'une hétérogénéité intra-journalière à faible échelle du phytoplancton dans un cycle de marée ne modifierait pas le transfert énergétique entre la colonne d'eau et la population de mollusque en particulier lorsque le niveau de nourriture est élevé, le mollusque régulant par la production de pseudofèces, la nourriture ingérée. Par contre la variabilité inter-journalière modifie largement le niveau de nourriture et peut influer sur les performances de croissance des mollusques.

BIBLIOGRAPHIE

BODOY A. et PLANTE-CUNY M.R., 1984. Relations entre l'évolution saisonnière des populations de palourdes (*Ruditapes decussatus*)et celles des microphytes benthiques et planctoniques (Golfe de Fos, France). *Haliotis*, 14 : 71-78.

DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M. et ZANETTE Y., 1982. Problèmes posés par l'analyse des relations trophiques huîtres-milieu. *Indices biochimiques des milieux marins. Actes et colloques du CNEXO*, 14 : 335-340.

DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79-90.

DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., GOULLETQUER P., BOROMTHANARAT W., RAZET D., GARNIER J., PROU J. et BARILLET L., 1987. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Indices biochimiques des milieux marins* nov. 86 L'Houmeau. *Océanis* : sous presse.

ETCHEBER H., HERAL M. et RELEXANS J.C., 1985. Protocoles d'extraction chimique de la matière organique particulaire : application au domaine estuarien. *Indices biochimiques des milieux marins. Océanis* 14 (5) : 409-428.

FRECHETTE M. et BOURGET E., 1985. Food limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 : 1166-1170.

FRECHETTE M. et BOURGET E., 1987. Significance of small-scale spatio-temporal heterogeneity in phytoplankton abundance for energy flow in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 94 : 231-240.

FRONTIER S., IBANEZ F., et LAUREC A., 1987. Estimation quantitative du zooplancton. PNDR, IFREMER 5 : 41-50.

HARGRAVE B.T. et PEER D.L., 1973. Comparison of benthic biomass with depth and primary production in some Canadian east coast inshore waters. *ICES.* K : 8, 14 p.

HERAL M., RAZET D., DESLOUS-PAOLI J.M., BERTHOME J.P. et GARNIER J., 1983. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 46, 2 : 97-119.

HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M. et SORNIN J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. *Océanis* 9, 3 : 169-194.

HERAL M., RAZET D., DESLOUS-PAOLI J.M., MANAUD F., TRUQUET I. et GARNIER J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron, résultats du Réseau National d'Observation de 1977 à 1981. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Maritime*, 7 (2) : 259-277.

HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., RAZET D. et PROU J., 1984. Essai de mise en évidence in situ de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas. Océanis*, 10, 4 : 465-475.

HERAL M., 1987. Evaluation of the carrying capacity of the molluscan shellfish ecosystems in Aquaculture (Developpement et aménagement de la conchyliculture). Séminaire International de La Rochelle, mars 1985. Editeur IFREMER.

KAUTSKY N., 1982. Growth and size structure in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Mar. Biol.*, 68 : 117-133.

LELONG P. et RIVA A., 1976. Relations entre croissance de bivalves et phytoplancton en lagune et bassin fermé. *Haliotis* 7 : 104-109.

PARACHE A., 1985. Contribution à l'étude de la croissance de *Mytilus galloprovincialis*. Influences des conditions de milieu. Thèse Doct. Sciences, Océanologie, Univ. Aix-Marseille II., 241 p.

PARACHE A. et MASSE H., 1986. Croissance de *Mytilus galloprovincialis* sur filières en mer ouverte en Méditerranée Nord Occidentale. *Haliotis*, 15 : 163-171.

PARACHE A. et MASSE H., 1987. Influence des facteurs du milieu sur le cycle biologique de *Mytilus galloprovincialis* en élevage sur corde, dans l'anse de Carteau (côte Méditerranéenne française). *Haliotis*, 16 (sous presse ce volume).

PLATT T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep. Sea Res.*, 19 : 183-187.

RIAUX C., 1984. Microphytes de l'interface "eau-sédiment" dans une Ria de Bretagne Nord : peuplements, biomasse, production, cycle annuel, variabilité à court terme. Thèse doctorat d'état Paris 6ème.

VAHL O., 1980. Seasonal variations in seston and in the growth rate of the Iceland scallop, *Chlamys islandica* from Bulsfjord 70°N. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 48 : 195-204.

WIDDOWS J., FIETH P., et WORRALL C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis. Mar. Biol.*, 50 : 195-207.

WILDISH D.J., KRISTMANSON D.D. et PEER D., 1981. Effect of tidal currents on suspension-feeding benthos in the bay of Fundy. *ICES* C.M. 1981 L : 33, 7 p.

WILDISH D.J. et KRISTMANSON D.D., 1984. Importance to mussels of the benthic boundary layer. *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, 41 : 1618-1625.

WILDISH D.J. et KRISTMANSON D.D., 1985. Control of suspension feeding bivalve production by current speed. *Helgoländer Meeresunters*, 39 : 237-243.

HALIOTIS, 16 (1987) : 159 - 171

VALEUR ENERGETIQUE DES TISSUS DE LA MOULE *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (Lmk) EN PERIODE DE REPRODUCTION DANS UNE BAIE EUTROPHE DES COTES MEDITERRANEENNES FRANCAISES

par

MORCHID A. et MASSE H.

Centre d'Océanologie de Marseille Station Marine d'Endoume 13007 Marseille

ABSTRACT : ENERGETIC CONTENTS OF TISSUE DURING THE REPRODUCTIVE PERIOD OF THE MUSSEL *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* FROM EUTROPHIC BAY OF THE FRENCH MEDITERRANEAN COAST

To evaluate the amount of energy allocated by the marine mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) to reproductive processes, fluctuations of the energetic content of tissue were measured for a standard individual (length 52 mm) from January to April 1985.Two methods were used, a direct method using a Phillipson micro- calorimeter and an indirect method applying Brody's coefficients to biochemical analysis of protein, carbohydrate and lipid contents of tissue. The first method gave the following results : for the males 21,493 ± 0,549 and 21,702 ± 0,734 $j.mg^{-1}$ (ash free dry weight) ; for the females 23,473 ± 0,896 and 21,801 ± 1,389 $j.mg^{-1}$ respectively for samples of mantle and of body tissue. The second method gave an under-estimation of the values obtained by the direct method respectively of 29 and 18 %, 16 and 19 %. A methodological study has been done first on the treatment of samples (drying or freeze drying) and secondly on the biochemical analysis of tissue, in order to discuss the differences observed in this study and in the literature.

RESUME :

Dans le but d'évaluer la quantité d'énergie mise en jeu dans la reproduction de l'espèce *Mytilus galloprovincialis* (Lmk), l'évolution de la valeur énergétique des tissus d'un animal standard de 52 mm de long a été suivie pour la période comprise entre janvier et avril 1985. Deux méthodes d'évaluation différentes ont été utilisées, une méthode directe par combustion des tissus en bombe calorimétrique Phillipson, une méthode indirecte en appliquant les coefficients de conversion de Brody aux résultats des analyses biochimiques des protéines, glucides et lipides contenus dans les tissus. La première méthode donne les résultats suivants: pour les mâles 21,493 ± 0,549 et 21,702 ± 0,734 $j.mg^{-1}$(poids sec sans cendre);pour les femelles 23,473 ± 0,896 et 21,801 ± 1,389 $j.mg^{-1}$ respectivement pour des échantillons du manteau et pour le reste du corps. La seconde méthode sousestime les valeurs obtenues par la méthode directe respectivement de 29 et 18 %, 16 et 19 %. Une étude méthodologique portant, d'une part, sur le traitement des échantillons (séchage ou lyophylisation), d'autre part, sur les dosages biochimiques permet de discuter sur l'origine des différences observées dans cette étude et dans la littérature.

Mots clés : reproduction, *Mytilus galloprovincialis* , valeur énergétique

Key words : reproduction, *Mytilus galloprovincialis*, bioenergetic.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'une étude sur la capacité biotique d'un nouveau site mytilicole implanté dans l'anse de Carteau (Port Saint Louis du Rhône), nous nous sommes penchés sur l'étude de la valeur énergétique des tissus de la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) dans le but d'évaluer l'effort énergétique consacré par cette espèce à la reproduction lorsqu'elle atteint une taille commerciale.

Le développement de la bioénergétique écologique est lié à celui des recherches sur les réseaux trophiques et plus généralement aux études sur le fonctionnement des écosystèmes (Grodzinski et al. 1975 ; Crisp, 1984). Un point important d'une telle approche est la conver-

sion des résultats des mesures biologiques ou physiologiques en "joules", unité énergétique. En ce qui concerne les données sur la biomasse et la production de tissus somatiques et germinatifs des mollusques, leur valeur énergétique est estimée indifféremment selon deux méthodes :

La première, directe, consiste à brûler une quantité connue de tissus (Phillipson, 1964) La seconde, indirecte, comprend l'analyse biochimique quantitative des constituants essentiels des tissus ; aux résultats des analyses sont appliqués des coéfficients de conversion tels ceux proposés par Brody (1945).

Peu d'auteurs prennent le soin de vérifier la valeur de ces coéfficients par des estimations directes ; il s'en suit que des divergences non négligeables ont été signalées lorsque les deux méthodes ont été appliquées successivement au même matériel (Beukema et De Bruin, 1979 ; Machado, 1979 ; Héral et Deslous-Paoli, 1983). La lecture de ces article montre qu'il existe plusieurs sources de variabilité possible dans la comparaison des résultats, d'une part, au niveau du conditionnement et du traitement du matériel à analyser, d'autre part, au niveau des méthodes d'analyses biochimiques.

Le but de cette communication est donc double, d'une part, il s'agit de mettre en évidence les causes majeures de variations lors des estimations de la valeur énergétique des tissus et de proposer un protocole fiable pour aboutir à cette fin, d'autre part, de fournir des données sur la valeur énergétique des moules de l'anse de Carteau à l'époque de la principale période de reproduction et pour des individus de taille commerciale, c'est-à-dire ayant achevé leur phase de croissance linéaire exponentielle (Parache, 1985).

MATERIEL ET METHODES

A. Etude du cycle de reproduction

Les prélèvements de moules ont été effectués mensuellement ou bimensuellement de janvier à avril 1985, à partir de cordes d'élevages installées sur les tables mytilicoles de l'anse de Carteau (Golfe de Fos). Ce travail a porté sur l'étude des individus de la taille standard 50-54 mm issus du captage qui a eu lieu en avril-mai 1984.Ramenées au laboratoire dans des conditions isothermiques, les moules sont mesurées à l'aide d'un pied à coulisse à 0,1 mm près, ensuite elles sont ouvertes et disséquées. La reconnaissance des sexes étant relativement facile à cette époque de l'année, les mâles sont séparés des femelles grâce à la couleur de leur manteau et par vérification microscopique. Des morceaux de manteaux de 10 individus sont prélevés, fixés au Bouin et préparés en lames à colorations topographiques suivant le protocole de Martoja et Martoja (1967) pour servir à déterminer les stades de la gamétogénèse d'après l'échelle de Lubet (1959).

Après détermination du poids frais, les tissus de 4 mâles et 4 femelles sont mis à l'étuve à 60°C pendant 48 heures puis au four à moufle à 480°C pendant 12 heures. On obtient ainsi le poids sec et le poids de cendres inorganiques, ce qui permet de calculer le poids sec sans cendres (PSSC) pour chaque individu.

Parallèlement à cette étude, plusieurs échantillons constitués de la chair lyophilisée après congélation à -80°C ont servi aux dosages biochimiques et à l'estimation de la valeur énergétique. Pour ce faire, ces échantillons sont finement broyés et homogénéisés à l'aide d'un broyeur électrique puis stockés à -20°C. Pour les analyses biochimiques, les sucres totaux sont déterminés par la méthode de Dubois et al. (1956), les protéines d'après la méthode de Lowry et al. (1951) et les lipides d'après celle de Bligh et Dyer (1959). Les résultats des

dosages biochimiques sont donnés en pourcentage d'équivalents glucides, protéines et lipides respectivement par rapport au PSSC puis convertis en joules/mg PSSC en appliquant les coefficients de Brody (1945) (17,17 pour les sucres, 23,66 pour les protéines et 39,57 pour les lipides.

L'unité de conversion des calories en joules est : 1 calorie = 4,187 joules (Gorecki, 1975a). Les mesures calorimétriques sont réalisées par combustion directe de petites pastilles d'échantillons (30 mg) dans une microbombe Phillipson (1964) étalonnée à l'acide benzoïque. Les corrections pour la production d'acide et les réactions endothermiques ont été négligées car elles sont considérées comme non significatives pour les tailles des échantillons utilisés et leur faible teneur en cendres (Paine, 1971 ; Schroeder, 1977). Les résultats obtenus correspondent à des joules par mg de matière lyophilisée et sont exprimés en joules/mg PSSC.

B. Comparaison des processus méthodologiques

Les individus d'un lot de 100 moules de taille 52 mm ont été prélevés en juin 1986 et mis en stabulation dans un aquarium à circuit ouvert. Ils sont ensuite ouverts, 10 mâles et 10 femelles ont été choisis pour la suite des opérations, appartenant macroscopiquement au même stade de maturation. Pour chaque individu, le manteau a été séparé en deux parties (côté droit et côté gauche de la moule) numérotées, l'une pour subir le séchage à 60°C pendant 48 heures, l'autre la lyophilisation. Après détermination du poids sec de chacune des deux parties de chaque individu, les manteaux sont ensuite regroupés en échantillons homogènes par sexe pour chaque traitement employé. Des quantités de 5 mg de chaque échantillon sont calcinées à 480°C pour obtenir le poids des cendres inorganiques. Enfin sont déterminés, en plus des principaux constituants biochimiques et des valeurs calorimétriques par les méthodes citées plus haut, l'azote total, l'azote non protéinique (après précipitation dans TCA à 10 %) selon la méthode du microkjeldahl et les quantités de cendres restantes dans le calorimètre après combustion.

RESULTATS

A. Evolution des tissus des moules pendant la phase de reproduction principale

1. Poids sec sans cendre

La variation temporelle du poids sec sans cendre (PSSC) d'un individu standard fait partie des indicateurs des émissions gamétogénétiques (Beninger et Lucas, 1984). Ces variations sont clairement associées à la reproduction dans la mesure où elles sont brusques et de grandes amplitudes (Bodoy et Massé, 1979 ; Parache, 1984). Néanmoins la confirmation du phénomène par des coupes histologiques est nécessaire.

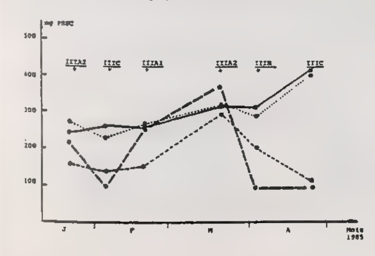


Fig. 1 : Evolution du poids sec sans cendres des tissus de l'animal de taille de 52 mm (- - - -) manteau, (————) reste de la chair chez les mâles et respectivement (—— ——) et (· · · · · ·) chez les femelles. Les notations : IIIA, IIIB et IIIC désignent les stades de la maturité d'après l'échelle de Lubet (1959).

La figure 1 montre, aussi bien chez les individus mâles que les individus femelles, deux chutes importantes du PSSC de leur manteau. Ces décroissances du PSSC sont plus légères pour le reste de la chair des femelles.

Les différents stades de maturité identifiés pendant cette période sur les coupes histologiques sont représentés en haut de la figure 1 et confirment l'existence de ces deux émissions.

Après la ponte hivernale, le PSSC du reste de la chair ainsi que celui du manteau des deux sexes s'accroît pendant la durée du stade III C pour permettre une nouvelle émission.

2. Composition biochimique globale

La composition biochimique globale des tissus des bivalves suit un cycle annuel (Bourcart et Lubet, 1965) et c'est en période de reproduction que l'on note les plus grandes variations des teneurs des constituants biochimiques élémentaires.

Le pourcentage des glucides totaux par rapport au PSSC (figure 2) des manteaux mâles et femelles part d'un minima après la ponte de janvier et s'accroît d'une manière considérable pour atteindre un maxima pendant le stade III C. Les restes de la chair des deux sexes obéissent au même schéma, mais présentent des variations, en moyenne, moins importantes que celles de leur manteau respectif.

Les pourcentages des lipides totaux par rapport au PSSC (figure 2) sont loin d'être les mêmes pour les deux sexes. Pour un même stade de maturité sexuel, les femelles renferment en moyenne plus de lipides que les mâles. D'après Lubet (1959), les teneurs en ce constituant varient peu pendant le stade II et III A1, chutent après chaque émission et leur renouvellement s'effectue pendant la phase de restauration de la gonade (III C). Les valeurs maximum sont de 16 % du PSSC du reste de la chair et 15 % du PSSC du manteau des femelles, tandis que chez les mâles, elles n'atteignent pas 10 %.

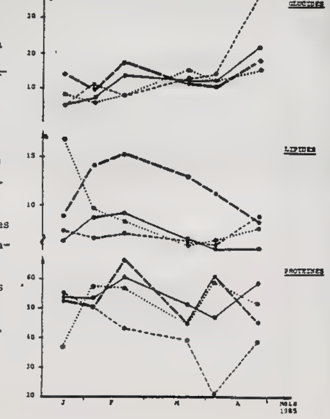
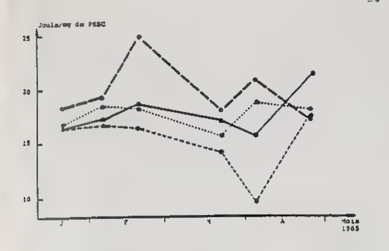


Fig. 2 : Evolution des pourcentages des glucides, lipides et protéines par rapport au poids sec sans cendre du manteau (———), reste de la chair (- - - - -) chez les mâles, et respectivement (— — —) et (.........) chez les femelles.

Les variations du pourcentage des protéines totaux par rapport au PSSC (fig. 2) du reste de la chair sont de faibles amplitudes par rapport à celles observées pour le manteau aussi bien pour les mâles que pour les femelles. Ce pourcentage en protéines est statistiquement plus élevé dans le manteau des femelles comparé à celui du manteau des mâles pendant pratiquement toute la période d'observation (Test de Mann et Whitney, $P > 0,05$). Les protéines présentent en moyenne le pourcentage le plus important des trois constituants. A partir de ceci, on peut s'attendre à une influence importante de la teneur en

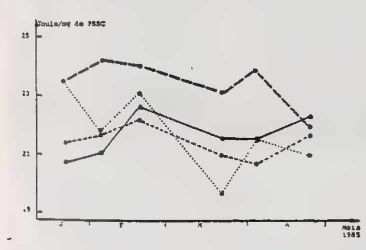
protéines sur les valeurs énergétiques calculées à partir des analyses biochimiques.



En effet, les figures (2-protéines et 3) présentent la même allure surtout en ce qui concerne les mesures effectuées sur les manteaux. Il existe d'ailleurs une corrélation positive significative entre le pourcentage des protéines et la valeur énergétique calculée.

Fig. 3 : Valeurs énergétiques estimées par la méthode biochimique pour : le manteau (- - - - - -), reste de la chair (———) chez les mâles et respectivement (— —) et (· · · · · ·) chez les femelles.

3. Résultats de la méthode directe (figure 4)



Les valeurs énergétiques obtenues par cette méthode sont toujours supérieures à celles estimées par la méthode indirecte. Cette dernière induit une sous-estimation de ces valeurs allants de 5,0 % à 53,9 % en particulier pour celles concernant le manteau mâle et de 15,9 % à 30,9 % sur la moyenne de tous les prélèvements (tabl. 1).

Fig. 4 : Valeurs énergétiques estimées par la méthode directe pour : le manteau (———), reste de la chair (- - - - -) chez les mâles et respectivement (— — —) et (· · · · · · · · ·) chez les femelles.

Tableau. 1-Comparaison entre des résultats de la méthode directe et ceux de la méthode indirecte, données en joules/mg du poids sec sans cendres des tissus de Mytilus galloprovincialis (Lmk). ( ) écart type.

Sexe	Tissu	Méthode directe	Méthode indirecte	Somme des constituants biochimiques (%)
Mâle	Manteau	21.49(0.55)	15.11(2.77)	63.35(13.15)
	Reste	21.70(0.73)	17.69(2.03)	73.44(9.06)
Femelle	Manteau	23.47(0.90)	19.73(2.81)	79.30(11.00)
	Reste	21.80(1.39)	17.65(1.20)	71.57(6.17)
Mâle entier		21.62(0.61)	16.80(2.39)	68.40(11.99)
Femelle entière		22.42(1.01)	18.60(1.62)	75.40(9.41)
Moyenne		22.03(0.90)	17.70(2.16)	71.92(11.13)

B. Comparaison des processus méthodologiques

1. Influence du conditionnement des échantillons

Deux méthodes sont très souvent utilisées pour conserver les échantillons de tissus ; le séchage à l'étuve à 60°C pendant une durée donnée et la lyophilisation après congélation. Les résultats obtenus sont regroupés dans le tableau 2.

Les pourcentages du poids sec par rapport au poids frais ne présentent pas de différences significatives entre les deux procédés de conditionnement. Il en est de même pour les teneurs en lipides, même si les valeurs obtenues après lyophilisation sont légèrement supérieures à celles obtenues après séchage à l'étuve. En ce qui concerne les mesures calorimétriques, les tissus lyophilisés ont les plus hautes valeurs énergétiques comparées à celles déterminées à partir des tissus séchés à 60°C. Les résultats des dosages calorimétriques sont donnés en joules/mg PSSC en prenant en compte les cendres obtenues après calcination à 480°C.

Tableau 2.-Effets du séchage à 60°C et de la lyophilisation sur les paramètres des tissus de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk). Moyennes et écart type( ).

		Poids sec(% du poids frais).	Lipides(% du poids sec sans cendres).	Valeur énergétique en joules par mg du PSSC.	
Manteau mâle	Séchage à 60°C	29.40(4.75)	8.38(0.51)	19.65(0.17)	≠
	Lyophilisation	27.91(4.04)	8.39(0.42)	20.10(0.19)	
Manteau femelle	Séchage à 60°C	25.46(4.06)	9.62(0.60)	20.21(0.21)	≠
	Lyophilisation	25.52(3.46)	9.86(0.59)	20.96(0.20)	

L'astérisque(≠) indique une différence significative au seuil de 5%.

Plusieurs auteurs expriment les résultats de leurs mesures en pourcentage du PSSC en considérant le poids du résidu obtenu dans le calorimètre après combustion. Selon Paine (1971), cette démarche est incorrecte. Elle aboutit à une sous-estimation des valeurs énergétiques par le simple fait que les résidus restants dans la bombe calorimétrique sont diminués de certains sels et éléments inorganiques qui se sont décomposés ou volatilisés à cause de la haute température de combustion dans le calorimètre (tableau 3).

Tableau.3-Comparaison des valeurs énergétiques obtenues selon différentes méthodes.

		Données brutes	Cendres à 480°C		Cendres du calorimetre (sup.à 1000°C)	
		j/mg PS	% PS	j/mg PSSC	% PS	j/mg PSSC
Manteau mâles	Lyophilisation	18.93	5.78	20.10	5.55	20.04
	Séchage à 60°C	18.51	5.69	19.65	4.02	19.29
Manteau femelles	Lyophilisation	19.56	6.67	20.96	5.20	20.63
	Séchage à 60°C	18.70	7.49	20.21	6.61	20.02

PS(poids sec). PSSC(poids sec sans cendres).

2. Dosage des protéines

Il existe plusieurs méthodes de dosages des protéines dont deux sont souvent utilisées dans les travaux de routine ; la méthode dite du microkjeldahl et la méthode de Lowry et al. (1951). Plusieurs auteurs utilisent la première pour le dosage de l'azote total (Ansell, 1972 ; Comely, 1974 ; Dare et Edwards, 1975 ; Walne et Mann, 1975 ; Beukema et De Bruin, 1977; Bayne et Widdows, 1978 ; Bodoy, 1980, 1983 ; Davis et Wilson, 1983 ; Beninger et Lucas, 1984). Ils obtiennent ensuite une estimation de la quantité de protéines par l'application du coefficient 6,25 à la teneur totale en azote, négligeant de ce fait la quantité d'azote non protéinique. Cette dernière qui peut être obtenue par la même méthode après précipitation des protéines est soustraite à la quantité d'azote totale pour obtenir la quantité d'azote protéinique (Gièse, 1967, 1969). La méthode de Lowry et al. (1951) est aussi très utilisée par les auteurs (Pieters et al., 1980 ; Shafee, 1981 ; Deslous-Paoli et al., 1982 ; Héral et Deslous-Paoli, 1983) ; elle dose directement les protéines. Cette méthode est recommandée par Hopkins et al. (1984) dans leur étude méthodologique.

Tableau.4-Influence des méthodes de dosage des proteines sur la valeur énergétique estimée par méthode biochimique. Moyennes et écart-type ( ). (N=azote ; NP=azote proteinique ; PSSC=poids sec sans cendres ; L=Lowry ; Lyo.=lyophilisation ; S.60=séchage à 60°C).

		%Proteines/mg PSSC.			Somme des constituants biochimiques(%)			Valeurs énergétiques (méthode indirecte) en joule/mg PSSC.		
		NX6.25	NPX6.25	L	NX6.25	NPX6.25	L	NX6.25	NPX6.25	L
Manteau mâle	Lyo.	71.92 (4.12)	38.96 (10.26)	27.25 (3.29)	122.33 (15.52)	89.37 (15.57)	77.65 (4.07)	27.55 (3.60)	19.76 (5.19)	16.9 (0.71)
	S.60	80.44 (5.11)	46.13 (13.63)	31.76 (2.71)	126.77 (9.32)	92.43 (21.18)	78.07 (3.44)	28.85 (4.92)	20.73 (8.39)	17.34 (0.79)
Manteau femelle	Lyo.	57.89 (6.70)	30.77 (11.42)	31.19 (4.03)	104.06 (16.16)	76.94 (17.36)	77.36 (3.72)	23.83 (3.45)	17.42 (4.35)	17.5 (0.80)
	S.60	52.78 (5.39)	30.51 (11.78)	27.81 (3.55)	99.31 (15.60)	74.33 (18.93)	77.03 (3.37)	22.63 (3.06)	16.71 (6.11)	17.3 (0.88)

Les résultats obtenus par ces trois procédés sont sensiblement différents. Par l'azote total (Nt), on obtient les pourcentages les plus élevés (tableau 4), tandis que par l'azote protéinique, on obtient des valeurs plus proches de celles obtenues par la méthode de Lowry et al.

Si l'on considère la somme des constituants biochimiques, on observe de ce fait des variations importantes en fonction de la méthode de dosage employée pour estimer la quantité des protéines. Elle est excessivement élevée pour l'azote total (Nt x 6,25) et dépasse souvent 100 %. Celle calculée à partir de l'azote protéinique fournit des valeurs comparables à celles de la méthode de Lowry et al., mais ces valeurs ne sont pas toujours très fiables selon Gièse (1967). Bien évidemment ceci a un impact non négligeable sur les valeurs énergétiques calculées par la méthode indirecte. Elles sont élevées si l'on considère les protéines dérivées de l'azote total allant de 22,63 joules/mg PSSC à 28,85 joules/mg PSSC.

DISCUSSION

Comme le font remarquer Hopkins et al. (1984), l'utilisation de dosages biochimiques dans une perspective bioénergétique est pleine d'embûches et nécessite un examen critique lors du choix des méthodes. Les auteurs font remarquer que les méthodes de dosage doivent être particulièrement fiables dès lors que les résultats obtenus seront multipliés par des coefficients de conversion et extrapolés au niveau d'une population entière, comme dans le cas d'étude de bilan énergétique au sein d'un écosystème (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1983).

Selon Dowgiallo, 1975 ; Beukema et De Bruin, 1979 ; Héral et Deslous-Paoli, 1983, il semble souhaitable d'utiliser la méthode directe d'estimation de la valeur énergétique des tissus, mais l'explication biologique des fluctuations observées nécessite des données sur l'évolution des principaux constituants biochimiques et la connaissance du cycle de reproduction des individus étudiés. Nous examinerons donc successivement ces différents points.

Les réserves lipidiques et glucidiques, présentes dans le tissu conjonctif du manteau, s'accumulent dès la fin du stade III et pendant la période du repos sexuel (Lubet, 1959). Elles se dégradent en automne pour assurer le déroulement de la gamotogénèse jusqu'à la maturité. Chaque émission de gamètes s'accompagne d'une diminution du taux de lipides et de protéines dans le manteau. Ces modifications biochimiques liées au cycle de reproduction s'accompagnent de variations de la valeur énergétique des tissus de la moule tout au long de l'année, en fonction essentiellement des saisons et de la nourriture disponible dans le milieu (Parache et Massé, 1987). La valeur énergétique de la chair des individus femelles est en général supérieure à celle des individus mâles en raison du pourcentage élevé de lipides qu'elles renferment. D'après les résultats fournis par la méthode directe, elle est en moyenne, pour la période janvier à avril 1985, de 22,42 (± 1,01) joules/mg PSSC contre 21,62 (± 0,61) j/mg PSSC pour les mâles. De même, ce sont les femelles qui présentent les plus grandes variations du contenu énergétique.

Selon Gabbott (1975), dans les conditions des mers septentrionales d'Europe, les réserves glucidiques se font au cours de l'été et sont converties en lipides pendant l'automne et l'hiver, suivant la voie de la glycogénolyse (cycle de Krebs). Au cours de nos observations, les valeurs énergétiques les plus importantes correspondent au stade de la restauration de la gonade (III C) avec un maximum de lipides et de protéines et les plus faibles au moment de l'émission des gamètes (stade III B) où les glucides constituent une part importante de la composition biochimique des tissus.

Les résultats obtenus par la méthode indirecte varient suivant les méthodes de dosage utilisées ; il est donc délicat de comparer des valeurs énergétiques de tissus de mollusques sans tenir compte de la manière dont ceux-ci ont été obtenus. Ainsi Beukema et De Bruin (1979) ont trouvé que les valeurs énergétiques calculées à partir des analyses biochimiques étaient supérieures à celles mesurées directement par microcalorimétrie, c'est-à-dire l'inverse de ce qui a été constaté dans ce travail, ainsi que dans celui de Héral et Deslous-Paoli (1983). Ces derniers avancent l'explication selon laquelle la sous-estimation de la valeur énergétique qu'ils ont obtenue est liée au fait que leurs methodes biochimiques ne permettent de prendre en compte seulement 71 % du PSSC. Nos dosages biochimiques ayant porté sur la chair lyophilisée, si l'on tient compte du pourcentage des cendres par rapport au poids sec obtenu après crémation à 480°C, la somme des constituants biochimiques ne représente en moyenne que 71,92 (± 11,13) du PSSC ; donc un déficit de 28,08 %.

Alors que Beukema et De Bruin (1979) avaient obtenu des sommes allant de 88 % à 101 % et une moyenne de 94 %, ces auteurs ont utilisé pour l'estimation des protéines le dosage de l'azote total par la méthode du microkjeldahl et ont appliqué le coefficient de 6,25 pour la conversion de l'azote en protéines, comme le font de nombreux auteurs (Ansell, 1972 ; Bodoy, 1980, etc ...) sans tenir compte de la fraction d'azote non protéinique, laquelle ne peut être négligée (tableau 4). Par ailleurs, ce coefficient de 6,25 est un coefficient moyen, il peut varier entre 5,7 et 6,4 selon la nature des protéines (Héral et Deslous-Paoli, 1983). Il est plus correct d'appliquer le coefficient 6,25 à l'azote protéinique plutôt qu'à l'azote total.

D'après Gièse (1967), la méthode de Lowry et al. (1951) même en ne prenant pas en compte les protéines de structure, demeure la meilleure pour l'estimation des protéines dans les analyses de routine et la méthode du microkjeldahl pour doser l'azote total. Ainsi la fraction d'azote non protéinique peut être obtenue par différence entre l'azote total et la valeur obtenue par la méthode de Lowry et al. divisée par 6,25. Les valeurs énergétiques mesurées directement sont considérées comme plus exactes (Paine, 1971 ; Dowgiallo, 1975) malgré les quelques corrections mineures qu'il faut porter et qu'on peut négliger dans plusieurs cas, par exemple lorsque le matériel est bien sec, pauvre en cendres et la taille des échantillons suffisamment grande.

Mais la différence entre les résultats de la méthode directe et ceux de la méthode indirecte reste importante. Elle est ici en moyenne de 4,33 joules/mg PSSC (tableau 1) et elle est certainement due au déficit enregistré en faisant la somme des constituants biochimiques pris en compte par les différentes analyses. Ce déficit est en partie lié aux amino-acides libres constituant de 7 à 12 % de la totalité du PSSC, ainsi qu'à quelques sucres libres et beaucoup d'autres substances organiques présentes en petites concentrations (Pieters et al. 1980). Beukema et De Bruin (1979) pensent qu'une partie de ce déficit peut être expliqué par la non extraction totale de l'eau par séchage à 60°C. Nos résultats sur la comparaison entre un séchage à 60°C et la lyophilisation ne montre pas de différence significative entre les deux procédés. Toutefois, en appliquant la méthode directe, on observe une différence significative entre les valeurs énergétiques ; celles relatives au matériel lyophilisé sont supérieures à celles relatives au matériel séché à 60°C, environ 0,60 joules/mg PSSC en moyenne.

Plusieurs auteurs ont évoqué le problème du traitement des échantillons (Gièse, 1967 ; Gorecki, 1975b ; Ivlev, 1983 ; Hopkins et al., 1984) et ont recommandé l'utilisation de la lyophilisation comme procédé de séchage et de conservation des tissus dans un état proche du vivant. D'une manière générale, le séchage à l'étuve et la combustion des tissus au four à moufle méritent une certaine attention. Il est en effet couramment admis que des températures de séchage supérieures à 60°C dégradent la matière organique et notamment les lipides (Ivlev, 1983). Il faut donc conseiller une lyophilisation des tissus pour le stockage des échantillons en prenant soin de les conserver dans un dessicateur, aussi bien pour les analyses biochimiques que pour les déterminations de la valeur énergétique par la méthode directe.

Pour ce qui est de la combustion des tissus au four à moufle, on note aussi dans la littérature une gamme de température allant de 450 à 700°C. Il convient là encore d'être attentif car un certain nombre de sels minéraux sont dégradés aux fortes températures. Ainsi, Grove et al. (1961) estiment que, sur 24 heures, il ne faut pas dépasser la température de 550°C si l'on veut éviter les pertes en sodium et potassium. Dans ce contexte, on peut se demander

si les faibles pourcentages de cendre donnés par Gièse (1969) pour une série de mollusques ne sont pas liés à la forte température de combustion recommandée par cet auteur (autour de 700°C). Ainsi, pour l'espèce *Tivela stultorum*, Gièse (1969) donne des pourcentages de cendres compris entre 3,3 et 7,1 du poids sec. Par ailleurs, cet auteur conteste pour *Mytilus edulis* des valeurs comprises entre 6,4 et 22,6 % ; or, de telles valeurs sont communes dans la littérature.

En résumé, il convient de recommander deux choses : d'une part, d'éviter les températures supérieures à 500°C, d'autre part, de vérifier à l'aspect de la cendre que la combustion est bien complète.

Enfin, un autre problème débattu par Héral et Deslous-Paoli (1983) est celui de l'influence de la nature des lipides sur la valeur énergétique des tissus pendant la période de reproduction. Nous n'aborderons pas ce problème qui est en cours d'étude sur notre matériel par une double série d'analyse portant sur la nature qualitative des acides gras en chromatographie en phase gazeuse et sur les quantités respectives des différentes classes de lipides au Iatroscan.

CONCLUSION

L'évolution de la valeur énergétique des tissus de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) en élevage dans l'anse de Carteau(Golfe de Fos) a été suivie pendant la période de reproduction du bivalve entre janvier et avril 1985.

Une étude méthodologique a montré que, suivant le conditionnement des échantillons et les méthodes de dosages biochimiques employées, cette valeur énergétique, quand elle est estimée par la méthode indirecte, est plus ou moins différente de celle obtenue par estimation directe.

La recherche des causes de ces divergences a permis de dégager les recommandations suivantes :

- La lyophilisation des tissus, quand ils sont destinés à des dosages biochimiques ou des mesures calorimétriques, est préférable au séchage à l'étuve à 60°C.
- Les estimations des quantités de cendres des tissus sont plus exactes après une calcination aux environs de 500°C, alors que la prise en compte des résidus restant après combustion dans le calorimètre a pour effet de sous-estimer les valeurs énergétiques des échantillons concernés
- Les méthodes directes de dosage de protéines, telle que la méthode de Lowry et al. (1951), fournissent des résultats plus satisfaisants et plus fiables que les méthodes indirectes basées sur le dosage de l'azote.

En respectant ces recommandations méthodologiques, cette étude montre que la valeur énergétique des tissus de la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) estimée par la méthode directe est en moyenne pour cette période de 21,62 joules/mg PSSC pour les individus mâles et 22,42 j/mg PSSC pour les individus femelles, alors qu'elle n'est que de 16,80 et 18,60 respectivement quand elle est estimée par la méthode biochimique.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à une bourse du gouvernement marocain et à un contrat accordé par le G.I.S. A.R.M.

ANSELL A.D., 1972. Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve *Donax vittatus* (Da Costa) from Kames Bay, Millport. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 10 : 137-150.

BAYNE B.L. et WIDDOWS J., 1978. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. *Oecologia* (Berl.) 37 : 137-162.

BENINGER P.G. et LUCAS A., 1984. Seasonal variations in condition, reproductive activity and gross biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habit : *Tapes decussatus* L. (Jeffreys) and *Tapes philippinarum* (Adams et Reeve). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 79 : 19-37.

BEUKEMA J.J. et DE BRUIN W., 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition of soft parts of the tellinid *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands J. Sea Res.*, 11 (1) : 42-55.

BEUKEMA J.J. et DE BRUIN W., 1979. Calorific valves of the soft parts of the Tellinid bivalve *Macoma balthica* L. as determined by two methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37 : 19-30.

BLIGH E.G. et DYER W.J., 1959. A rapid method of total lipids extraction and purification. *Can. J. Bioch. Physiol.*, Cdn., 37 : 911-917.

BODOY A., 1980. Croissance et variations de la composition biochimique du bivalve *Spisula subtruncata* (Da Costa) dans le golfe de Marseille. *Tethys*, 9 (4) : 345-354.

BODOY A., 1983. Croissance et variations saisonnières de la composition biochimique de *Venus gallina* dans le golfe de Marseille (Méditerranée occidentale). *Tethys*, 11 (1) : 57-66.

BODOY A. et MASSE H., 1979. Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un mollusque bivalve au cours du cycle saisonnier. *Publ. Sci. Tech : CNEXO : Actes colloq.*, 7 : 753-766.

BOURCART C. et LUBET P., 1965. Cycle sexuel et évolution des réserves chez *Mytilus galloprovincialis* (Lmk). *Rapp. PV. commission Internation. Mer Médit.*, Monaco, 18 (2) : 155-158.

BRODY S., 1945. Bioenergetic and growth. *Reinhold*, New-York, USA : 1-1023.

COMELY C.A., 1974. Seasonal variations in the flesh weights and biochemical content of the scallop *Pecten maximus* L. in the Clyde Sea Area. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 35 (3) : 281-295.

CRISP D.J., 1984. Energy flow measurement in : Methods for the study of marine Benthos, edited by N.A. HOLME and A.D. McINTYRE. I.B.P. HAND BOOK 16 (second edition), Blackwell scientific publications.

DARE P.J. et EDWARDS D.B., 1975. Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis* L.) in the Conwy estuary, North Wales*J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 18, 89-97.

DAVIS J.P. et WILSON J.C., 1983. Seasonal changes in tissu weight and biochemical composition of the bivalve *Nucula turgiola* in Dublin Bay with reference to gametogenesis. *Netherlands Journal of Sea Research*, 17 (1) : 84-95.

DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., BERTHOME J.P., RAZET D. et GARNIER J., 1981 (1982). Reproduction naturelle de *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin de Marennes-Oleron en 1979 et 1981 : Aspects biochimiques et énergétiques. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 45 (4) : 319-327.

DESLOUS-PAOLI J.M. et HERAL M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* d'un an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79 à 90.

DOWGIALLO A., 1975. Chemical composition of an animal's body and of its food. in : Methods for ecological bioenergetics I.B. P. Hand Book, 24 : 160-199. Blakwell Sci. Publication Oxford.

DUBOIS M., GILLES K.A., HAMILTON J.K., REBES P.A. et SMITH F., 1965. Colorimetric method for determination of sugar and related substances. *Anal. chem.*, 28 : 350-356.

GABBOTT P.A., 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs : a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. In : Proc. Ninth Europ Mar. Biol. Symp., edited by H. Barnes, Aberdeen University Press, Aberden, pp. 191-211.

GIESE A.C., 1967. Some methods for study of the biochemical constitution of marine invertebrates. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 5 : 159-186.

GIESE A.C., 1969. A new approch to the biochemical composition of the molluscan body. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, 7 : 175-229.

GORECKI A., 1975a. The calorie as an ecological unit. in : Methods for ecological bioenergetics. I.B. P. Hand book, 24 : 275-281.

GORECKI A., 1975b. The Adiabatic Bomb Calorimeter, in : Methods for ecological bioenergetics. I.B. P. Hand book, 24 : 281-288.

GRODZINSKI W., KLEKOWSKI R.Z. et DUNCAN A., 1975. Methods for ecological bioenergetics. I.B. P. Hand book, 24 : 1-367. Blackwell sci. Publication Oxford.

GROVE E., JONES R.A. et MATHEWS W., 1961. The Loss of sodium and potassium during the dry ashing of animal tissue. *Anal. Biochem.*, 2 : 221-230.

HERAL M. et DESLOUS-PAOLI J.M., 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. *Oceanologica Acta*, 6 (2) : 193-200.

HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M. et SORNIN J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. *Océanis*, 9 (3) : 169-194.

HOPKINS C.C.E, SEIRING J.V., NYHOLMEN O. et HERMANNSEN A., 1984. Ecological energetics from total lipid and total protein : Fact and artifact using a gravimetric method for lipid and a biuret method for protein. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 22 : 211-261.

IVLEV R, 1983. Technical note : the preparation of molluscan tissu for production estimates *J. Moll. Stud.*, 49 : 18-20.

LOWRY O.H., ROSENBROUGH N.J., FARR A.L. et RANDALL R.J., 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. chim.*, 193 : 265-275.

LUBET P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Moll. Bival.). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 23 (4) : 389-548.

MACHADO M.M.Q., 1979. Energetic value in bivalve molluscs. I. Interest as food for higher trophic level. *Anais da Faculdade de Ciencias de Porto*, 61 (1-4) : 5-20.

MARTOJA R. et MARTOJA M., 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. *Edit. Masson et Cie*, Paris.

PAINE R.T., 1971. The measurement and application of the caloric to ecological problem. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 145-164.

PARACHE A., 1984. Variations de l'effort de reproduction en fonction de l'âge des individus dans une moulière naturelle de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) en Méditerranée nord occidentale. *Haliotis*, 14 : 25-31.

PARACHE A., 1985. Contribution à l'étude de la croissance de *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis* LMK. Influence des conditions de milieu.Thèse.Doc. Univ. Aix-Marseille II : Océanol. Faculté des Sciences de Luminy 249 p.

PARACHE A. et MASSE H., 1987. Croissance de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) sur filières en mer ouverte en Méditerranée nord-occidentale. *Haliotis*, 15 (sous presse).

PHILLIPSON J., 1964. A miniature bomb calorimeter for small biological samples. *Oikos*, 15 : 130-139.

PIETERS H., KLUYTMANS J.H., ZANDEE D.I. et CADEE G.C., 1980. Tissue composition and reproduction of *Mytilus edulis* in relation to food availability. *NETHERLANDS Journal of sea research*, 14 (3/4) : 349-361.

SCHROEDER, 1977. Caloric Equivalents of some plant and animal material. *Oecologia*, 28 : 261-267.

SHAFEE M.S., 1981. Seasonal changes in the biochemical composition and caloric content of the black scallop *Chlamys varia* (L) from Lanveoc, Bay of Brest. *Oceanologica Acta* , 4 : 331-342.

WALNE P.R. et MANN R., 1975. Growth and biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas*. In : Proc. Ninth Europ. Mar. Biol. Symp., edited by H. BARNES, Aberdeen University Press, Aberdeen : 587-607.

REMERCIEMENTS

"Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat IFREMER du GIS-ARM n° 84/4442".

HALIOTIS, 16 (1987) : 173 - 180

COMPETITION ENERGETIQUE ENTRE TISSUS MUSCULAIRE ET GONADIQUE CHEZ LA COQUILLE St-JACQUES (PECTEN MAXIMUS L.) (MOLLUSQUE BIVALVE)

par

Pierre LUBET, Jean-Yves BESNARD, Roger FAVERIS

Laboratoire de Zoologie, Université de CAEN-BASSE-NORMANDIE, 14032-CAEN (France)

ABSTRACT : ENERGETIC COMPETITION BETWEEN THE MUSCLE AND THE GONAD IN THE SCALLOP (PECTEN MAXIMUS L.) (MOLLUSCA BIVALVIA)

The reproductive cycle of Pecten maximus is spread throughout a large part of the year (Rade de Brest, Baie de Seine). However, during oogenesis, lysis of several generations of oocytes has been observed during winter and spring. The spawning period is therefore relatively short and occurs in summer. Biochemical investigations (proteins, carbohydrates, lipids) of somatic and germinal tissues have permitted the formulation of hypotheses concerning the relationship between these tissues and the energetic requirements of reproduction.

Key words : Pecten, reproduction, recruitment, bioenergy, biochemistry.

RESUME :

La cycle sexuel annuel de Pecten maximus est très étalé dans l'année (Rade de Brest, Baie de Seine) mais plusieurs générations d'ovocytes se lysent en hiver et au printemps alors que la période de ponte assurant le recrutement est limitée à l'été. Un suivi biochimique (protides, glucides, lipides) des compartiments somatiques et germinaux a permis de formuler des hypothèses quant aux interactions possibles, ainsi que sur la nature de la couverture énergétique nécessaire à la reproduction.

Mots clés : Pecten, reproduction, recrutement, bioénergétique, biochimie

INTRODUCTION

La Coquille St-Jacques (Pecten maximus) présente une vaste répartition géographique : sud de la Norvège, Iles Britanniques, Manche, côtes atlantiques de la France et de la péninsule ibérique. Elle vit dans l'étage circalittoral, à faible profondeur (jusqu'à -40 m) et ses limites létales thermiques (LT 50) se situent vers 5 à 6° et 22-23° C. La surexploitation des gisements naturels a incité à mieux connaître la biologie de cette espèce de haut intérêt commercial. Cette étude a été menée dans le cadre du Programme national sur le déterminisme du recrutement ; elle a pour objet, in fine, de pouvoir apprécier les potentialités de reproduction des animaux d'un secteur de pêche. Les recherches ont porté sur une population de la Baie de Seine. Le suivi du cycle sexuel a été mené pendant 3 années, celui de l'évolution des constituants biochimiques pendant 2 années pour les lipides et une année pour les glucides et les protéines.

Le compartiment germinal comprend les zones mâles et femelles de la gonade de cet hermaphrodite simultané.

Le compartiment somatique est plus complexe et composé d'éléments, soit communiquant avec l'extérieur comme la glande digestive (nutrition) ou le milieu intérieur et les reins (excrétion), soit clos comme le muscle adducteur et le manteau.

Cette étude préliminaire se limitera aux recherches effectuées sur la gonade et la

muscle adducteur.

MATERIEL ET METHODES

Les animaux proviennent de gisements naturels situés en Manche orientale (Baie de Seine) au large de Port-en-Bessin (Calvados). Les prélèvements sont mensuels et effectués à l'aide du navire C.N.R.S. de recherches côtières "Côte de Normandie".

1. Cytologie

Les tissus sont fixés au Bouin-Hollande inclus, coupés à 5 μm, les lames colorées selon Prenant-Gabe. La détermination de l'index gonadique est réalisée suivant la méthode de BAYNE et al. (1978). L'étude statistique des gamétogenèses a été effectuée mensuellement sur une cinquantaine d'animaux. Pour chaque préparation microscopique, elle a été effectuée sur 20 champs fractionnés par une grille oculaire et porte environ sur 1 000 cellules sexuelles.

Les catégories suivantes ont été prises en compte : spermatogonies, spermatocytes I et II, ovogonies, mitoses ovogoniales et prophase de la 1ère division de la méiose, ovocytes en prévitellogenèse, ovocytes en cours de vitellogenèse, ovocytes matures ($\geqslant$ 70 μm), ovocytes en lyse. Le pourcentage de chaque catégorie cellulaire a été établi par champ, l'ensemble des champs rapporté au volume de la gonade. L'ensemble des résultats est exprimé de façon statistique (écart à la moyenne, écart-type), les comparaisons s'effectuant à l'aide du test de Student.

Les recherches ultrastructurales ont été réalisées par fixation dans une solution de 4 % de glutaraldéhyde dans un tampon cacodylate (pH 7,4 ; 0,2 M) contenant 10 % de sucrose, post-fixation dans une solution de O_sO_4 à 2 % dans un tampon cacodylate (pH 7,4 ; 0,4 M) renfermant 16 % de sucrose, inclusion à l'Epon et coloration suivant REYNOLDS par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb.

2. Biochimie

Le suivi de la population a été réalisé mensuellement sur des lots de 10 individus. Le glycogène a été extrait et dosé suivant la méthode de VELDHUIJZEN et DOGTERUM (1975) en employant la méthode enzymatique (Kit BOEHRINGER. Réf. 124010). Les protéines sont récupérées sur culot de centrifugation après délipidation et dosées suivant la méthode de Lowry. Les lipides sont extraits suivant CHAPELLE et al. (1979) ; l'extrait est évaporé et pesé. Un échantillon est prélevé pour doser le phosphore lipidique selon BARTLETT (1959) afin de déterminer la teneur en phospholipides. Le dosage des triacylglycérides est réalisé en utilisant la méthode enzymatique de WHALEFELD (1974), en employant le Kit BOEHRINGER GPO/PAP n° 701882.

L'incorporation de 1-3 $[^3H]$glycerol a été mesurée dans les différents tissus après une injection de 100 μCi dans le muscle de l'animal entier vivant, et exprimée en DPM par 100 mg de tissus, 6 heures après l'injection.

RESULTATS

1. Le compartiment germinal

1.1 Cycle annuel de reproduction (Fig. 1)

Après les pontes estivales, les gonades restent vides quelques semaines, fin septembre début octobre, puis une restauration intense a lieu de façon synchrone dans les zones mâ-

les et femelles. La gonade est à nouveau pleine fin novembre-début décembre mais les ovocytes deviennent atrétiques puis se lysent (LUBET et al., 1985). La lyse ovocytaire se maintient jusqu'en juillet, plusieurs générations d'ovocytes (2 au moins) étant détruites, la restauration de la gonade étant assurée par une production de cellules germinales (mitoses ovogoniales, jeunes ovocytes) qui assurent le remplacement des cellules lysées, ce qui confère à la zone femelle de la gonade une apparence de replétion constante. Pourtant, des masses entières d'ovocytes se détachent des parois des tubules gonadiques et pénètrent dans les voies génitales où elles se résolvent en un "fluide" où l'on distingue encore les chorions des ovocytes. Le sort du produit de lyse évacué par les voies génitales reste à préciser. Il est possible qu'une partie des métabolites puisse être récupérée au niveau de cellules des voies génitales ayant vraisemblablement un rôle d'absorption. On retrouve aussi, dans l'estomac, de nombreux chorions d'ovocytes, une partie du produit de lyse pouvant être réabsorbé avec la prise de nourriture.

Une vidange partielle de la gonade a été constatée en avril 1986 avec une forte restauration en avril ; il est peu probable qu'il s'agisse d'une ponte contribuant au recrutement compte tenu du nombre important d'ovocytes en lyse. Elle est suivie d'une forte restauration, l'atrésie ovocytaire se ralentit progressivement en juin et juillet, alors qu'un nombre élevé d'ovocytes de grande taille ($\geqslant$ 70 μm) se rencontre dans la gonade. Les animaux deviennent matures et la ponte a lieu fin juillet (1985) ou en août (1986). Une restauration rapide de la gonade intervient alors, les animaux pouvant effectuer une seconde ponte (fin août, début septembre).

Le phénomène de lyse ovocytaire a été observé sur plusieurs années aussi bien sur les populations de la rade de Brest, la baie de St-Brieuc et la baie de Seine. En 1985, il a été particulièrement intense et s'est prolongé jusqu'en été, ce qui est peut-être à mettre en relation avec l'hiver très rigoureux.

Dans la zone mâle de la gonade, nous n'avons pas constaté de phénomènes de lyse mais l'étude statistique des lignées germinales montre aussi la succession de plusieurs générations de spermatocytes au cours du cycle sexuel annuel. Les spermatozoïdes s'accumulent dans les tubules mais sont partiellement évacués car on en trouve souvent dans les voies génitales. Au début du cycle sexuel annuel, on constate un synchronisme entre l'évolution des deux lignées germinales avec présence d'ovocytes à maturité et de sperme fonctionnel fin novembre-début décembre. Puis les zones mâles et femelles deviennent asynchrones. Au moment de la ponte estivale, cet asynchronisme est fréquent chez beaucoup d'individus, l'animal pouvant pondre alors que la gonade mâle est en voie de restauration, ou l'inverse, ce qui constitue une bonne défense contre l'autofécondation. Toutefois, lorsque les produits génitaux sont mûrs simultanément, l'émission des ovocytes précède celle des spermatozoïdes.

1.2 Variations des constituants biochimiques

A) Protéines : La teneur en protéines totales des zones mâles et femelles augmente au cours de la restauration puis reste à peu près constante jusqu'à l'émission des gamètes où elle diminue fortement (de 18 à 10 % du poids frais). Il n'a pas pu être mis en évidence de fluctuations significatives du taux de protéines en fonction de la lyse ovocytaire.

B) Glycogène : Les teneurs sont toujours très faibles en particulier dans la

zone mâle (0,2 % du poids frais), sensiblement plus élevées dans la zone femelle (0,5 %) où l'on constate la disparition totale du glycogène avec la ponte. Ceci confirme nos observations en microscopie électronique montrant que l'ovocyte ne renferme que de très faibles quantités de ce constituant.

C) Lipides : Ils constituent l'élément énergétique essentiel des ovocytes couvrant les dépenses de l'ontogenèse jusqu'au moment où les larves deviendront autonomes (au niveau nutritionnel). Chez les Bivalves à larves planctotrophes (LUBET et al., 1986), les ovocytes contiennent de nombreux globules de triacylglycérides. L'évolution des lipides totaux est différente dans les deux zones de la gonade. Dans la gonade mâle, le taux de lipides augmente au moment de la restauration automnale puis se maintient à peu près constant et diminue très fortement après les spermiations estivales.

Au niveau de la zone femelle, il existe une relation évidente entre l'activité sexuelle et la teneur en lipides totaux (Fig. 2, A), les teneurs maximum étant trouvées au moment de la maturité sexuelle précédant les pontes assurant le recrutement. Des chutes de ces teneurs ont été constatées en janvier 1985 (vague de froid et vidange d'une partie de la gonade) et en avril 1986 ("ponte partielle") mais en 1985 comme en 1986, la diminution brusque des lipides totaux et les plus faibles teneurs enregistrées correspondent à la ponte assurant le recrutement.

L'évolution des triacylglycérides (Fig. 2, C), similaire de celle des lipides totaux, donne une meilleure représentation des potentialités énergétiques des ovocytes qui sont maximales au moment de la maturité estivale précédant la ponte. Celle des phospholipides peut être mise en relation avec les phénomènes de lyse ovocytaire (Fig. 2, B). En effet, les recherches ultrastructurales ont montré que les ovocytes atrétiques renfermaient de nombreux systèmes membranaires intracytoplasmiques : amas "myéliniques", hétérolysosomes, images de séquestration. En 1985, la lyse a été très importante en hiver et au printemps ; elle s'est ralentie et a cessé à la fin du printemps et en été. En 1986, la lyse hivernale moins intense s'est prolongée plus tardivement jusqu'au début de juillet.

L'examen des lipides totaux et des triacylglycérides permet donc d'estimer les potentialités des ovocytes ; on constate que les teneurs obtenues en 1986 sont plus importantes qu'en 1985 où la population a été perturbée par un hiver très froid : on peut penser que les produits génitaux, en particulier les ovocytes, seront de meilleure qualité en 1986 qu'en 1985.

2. Le muscle adducteur

Il est constitué de deux parties : muscle strié et muscle lisse.

2.1 Au cours du cycle annuel, le muscle strié ne présente pas de remaniements ultrastructuraux décelables. Le muscle lisse a révélé des modifications qui sont voisines de celles trouvées par MEDHIOUB (1986) dans les muscles lisses de la paroi viscérale de la palourde. Dans la zone musculaire adjacente à celle du muscle strié, des cellules musculaires peuvent perdre des myofibrilles et, après expulsion de masses cytoplasmiques, se modifier profondément en perdant leur fonction contractile. Leur cytoplasme se charge alors en glycogène. Ces remaniements sont particulièrement importants à la fin du cycle sexuel.

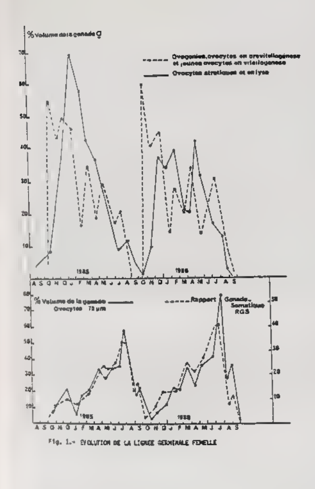


Fig. 1.- EVOLUTION DE LA LIGNEE GERMINALE FEMELLE

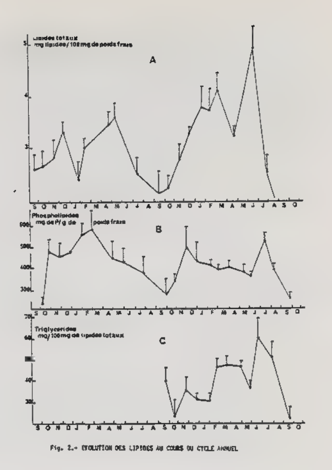


Fig. 2.- EVOLUTION DES LIPIDES AU COURS DU CYCLE ANNUEL

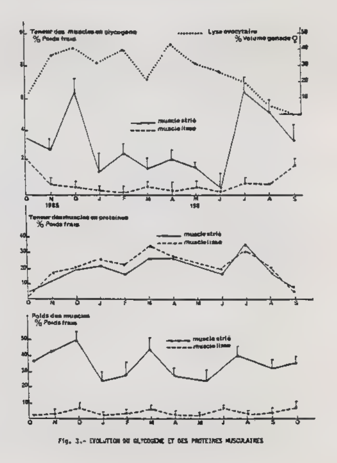


Fig. 3.- EVOLUTION DU GLYCOGENE ET DES PROTEINES MUSCULAIRES

2.2 Variations des constituants biochimiques

A) Protéines : La teneur en protéines totale est comparable dans le muscle lisse et strié. Elle est faible (7 % du poids frais) au moment de la restauration de la gonade puis augmente rapidement (25 à 30 %) et se stabilise de décembre à juillet avec des pics correspondant aux périodes de lyse ovocytaire les plus intenses. Elle chute brusquement en juillet (7 à 8 %), reste faible, et remonte en septembre-octobre.

B) Lipides : Dans les deux muscles, la teneur en lipides totaux reste faible et ne présente pas de variations significatives au cours du cycle annuel.

C) Glycogène : Les muscles renferment un abondant glycogène qui subit d'importantes variations au cours du cycle annuel ainsi que ANSELL (1974) l'avait montré pour Chlamys septemradiata. On peut penser qu'en l'absence de tissus de réserve, le glycogène musculaire soutient l'effort de reproduction. Le comportement des deux muscles est différent.

Le muscle strié (Fig. 3, A) présente une diminution rapide de sa teneur en glycogène au moment de la restauration de la gonade femelle puis une forte augmentation (décembre) synchrone de l'importante lyse ovocytaire. La teneur diminue brusquement du fait de la restauration de la lignée germinale et se maintient faible avec des petits pics correspondant aux lyses de février et d' avril. Elle est minimale pendant la période d'intense ovogenèse correspondant à la restauration aboutissant aux ovocytes matures assurant le recrutement (juin) puis elle augmente à un maximum en juillet et décroît à nouveau pendant la restauration estivale permettant une seconde ponte (août). Le muscle strié présente donc des variations annuelles du glycogène avec deux maxima (décembre et juillet).

Dans le muscle lisse (Fig. 3, B), il a été mis en évidence une chute du taux de glycogène au moment de la restauration automnale de la gonade puis sa teneur reste très faible pendant les mois d'hiver, de printemps et d'été. Le glycogène augmente à nouveau au début de l'automne.

3. Etude de l' incorporation d'un précurseur marqué le 1-3 [^{3}H] glycérol dans les compartiments somatique et germinal au cours d'un cycle annuel.

Les triacylglycérides étant de bons marqueurs de l'état de développement de la gonade femelle et un excellent indice de la maturation ovocytaire, nous avons essayé à l'aide de glycérol marqué d'apprécier l'activité métabolique des animaux à différentes périodes de l'année. Les bivalves reçoivent une injection de 1-3 [^{3}H] glycérol, la radioactivité a été comptée au bout de 6 heures dans différents tissus, exprimée en DPM (Tableau n° 1).

La glande digestive incorpore des quantités importantes de glycérol, ce qui est en accord avec sa fonction de transit des métabolites. Les valeurs les plus importantes ont été trouvées en mars, après la petite émission de gamètes signalée ci-dessus et surtout (maximum) en juillet, après la ponte assurant le recrutement.

L'incorporation dans le muscle a été suivie dans le muscle strié. Elle est importante après la première ponte (mars), plus faible à la fin du cycle sexuel (septembre), minimale en juin, période de maturation des produits génitaux.

Pour les gonades, les différences mises en évidence entre les zones mâles et femelles correspondent vraisemblablement à l'asynchronisme déjà signalé dans l'évolution des deux lignées germinales. Les valeurs de l'incorporation sont toutefois plus fortes en période de

restauration, ce qui est logique compte tenu des synthèses importantes de lipides au cours des gamétogenèses (LUBET et al., 1986). Pour la zone mâle, les maxima trouvés en mars, en juillet (valeur la plus forte) et en septembre correspondent à des animaux en cours de spermatogenèse (contrôles histologiques), le minimum à des animaux (juin) matures. Pour la zone femelle, les valeurs les plus fortes de mars, septembre et décembre correspondent à des animaux en cours d'ovogenèse, la valeur la plus faible (juin) à des gonades remplies d'ovocytes à maturité. Quant à celle de juillet, elle correspond à des animaux ayant pondu et montrant un début de reprise de l'ovogenèse ; toutefois celle-ci est moins avancée que la spermatogenèse.

TABLEAU n° 1.- Incorporation de 1-3 $[^3H]$ glycérol (100 μCi exprimé en DPM par 100 mg de tissus, 6 heures après l'injection).

	MARS	JUIN	JUILLET	SEPTEMBRE	DECEMBRE
Gonade mâle	49 149	5 241	120 477	69 772	20 713
Gonade femelle	40 490	6 218	19 543	61 679	41 990
Muscle strié	67 800	4 723	7 489	14 779	7 613
Glande digestive	91 086	45 861	301 953	49 847	62 581

CONCLUSIONS

Le cycle sexuel annuel de la Coquille St-Jacques en Baie de Seine s'apparente à celui de la Rade de Brest (FAURE, 1956) et des stations plus septentrionales de l'aire de répartition (MASON, 1958). Bien que l'animal puisse potentiellement atteindre la maturité sexuelle pendant une longue période de l'année (10 mois), la lyse détruit plusieurs générations d'ovocytes, les pontes assurant le recrutement ne s'effectuant qu'en été. Les lipides totaux et les triacylglycérides de la gonade femelle sont l'image fidèle de l'évolution du cycle sexuel, le niveau le plus élevé de ces constituants correspondant à la meilleure qualité des ovocytes aptes au recrutement. A l' inverse, les phospholipides de la gonade femelle traduisent l'amplitude de la lyse ovocytaire, en relation avec le développement de systèmes membranaires dans les ovocytes atrétiques. Les réserves de glycogène du muscle adducteur semblent contribuer largement à soutenir l'effort de reproduction. C'est à ce niveau que l'on peut noter une compétition énergétique entre compartiment somatique et germinal. La disparition du glycogène du muscle lisse correspond à la restauration de la gonade, au début du cycle sexuel annuel. Les variations de la teneur en glycogène du muscle strié, sont très complexes.

La synthèse dans le muscle dépend des métabolites présents dans l'hémolymphe dont une partie pourrait provenir de la lyse des ovocytes atrétiques. Pour déterminer la part respective qui revient à la nutrition et aux produits de lyse, il conviendrait d'étudier au cours d'un cycle annuel les variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton, la prise de nourriture, l'intensité du métabolisme (respiratoire). On pourrait alors vérifier si les périodes de mauvaise nutrition pendant lesquelles les gamétogenèses sont intenses correspondent aux chutes du taux de glycogène mises en évidence dans le muscle adducteur et à l'inverse si

les périodes de bonne nutrition coïncident avec la recharge du muscle en glycogène. Il serait également important de déterminer quels sont les facteurs internes ou externes provoquant l'atrésie puisque ce phénomène intervient vraisemblablement dans la restauration du glycogène musculaire. Ces nouvelles recherches sont nécessaires pour connaître les équilibres énergétiques entre les compartiments somatique et germinal et "in fine" pour maîtriser le conditionnement des animaux en écloseries.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANSELL, A.D., 1974. Seasonal changes in biochemical composition of the Bivalve Chlamys septemradiata from the Clyde Sea area. Mar. Biol., 25 : 85-99.

BARTLETT, G.R., 1959. Phosphorous assay in column chromatography. J. Biol. Chem., 234 : 446-468.

BAYNE, B.L., HOLLAND, D.L., MOORE, M.N., LOWE, D.M. et WIDDOWS, J., 1978. Further studies on the effect of the stress in the adult and on the eggs of Mytilus edulis L. J. mar. biol. Ass. U.K., 58 : 825-841.

CHAPELLE, S., ZWINGELSTEIN, G., MEISTER, R. et BRICHON, G., 1979. The influence of acclimatation temperature on phospholipid metabolism of an aquatic crustacea (Carcinus moenas) J. exp. Zool., 210 : 371-380.

FAURE, L., 1956. La coquille St-Jacques en Rade de Brest (Pecten maximus L.). Rev. Trav. I.S.T.P.M., Paris, 20 : 119-131.

LUBET, P., BESNARD, J.Y.et FAVERIS, J., 1985. The annual reproductive cycle of the scallop (Pecten maximus L.)in the Bay of Seine (Channel). IVth Workshop on Pectinids, La Coruna, Spain : 1-15.

LUBET, P., BRICHON, G., BESNARD, J.Y. et ZWINGELSTEIN, G., 1986. Sexual differences in the composition and metabolism of lipids in the mantle of the mussel Mytilus galloprovincialis Lmk (Moll. Bivalvia). Comp. Biochem. Physiol., 84 (B), 3 : 279-285.

MASON, J., 1958. The breeding of the scallop Pecten maximus L. in the Isle of Man waters. J. mar. biol. Ass. U.K., 36 : 473-492.

MEDHIOUB, N., 1986. Recherches cytologiques sur le cycle de reproduction et l'évolution des réserves chez la Palourde japonaise, Ruditapes philippinarum. Thèse Doctorat Spécialité, Université de Caen, 59 pages, 19 planches.

VELDHUIJZEN, J.P. et DOGTERUM, J.P., 1975. Incorporation of ^{14}C glucose in the polysaccharides of various body parts of the pond snail Lymnaea stagnalis as affected by starvation. Netherlands J. Zool., 25 (3) : 247-260.

WHALEFELD, A.W., 1974. Triglycerids determination after enzymatic hydrolysis. In Methods of enzymatic analysis, Bergmeyer-Hu ed., Academic Press, New York : 1831-1838.

HALIOTIS, 16 (1987) : 181 - 195

LES DIFFERENTES MODALITES DE LA REPRODUCTION CHEZ LES MOLLUSQUES BIVALVES

Pierre LUBET (1) et Roger MANN (2)

(1) Laboratoire de Zoologie, Université de CAEN, F. 14032 CAEN
(2) Virginia Institut of marine science, Gloucester Point, Virginia, 2031 USA

THE DIFFERENT MODES OF REPRODUCTION IN MARINE BIVALVE MOLLUSCS

ABSTRACT

The different modes of reproduction in several marine bivalve Molluscs, from an extensive geographical range, have been examined. These strategies are dependent on both external factors and internal factors such as neuroendocrine controls of gametogenesis and gonado-somatic energetic competition. Of the external factors, ecological and ecophysiological studies have shown the limiting effects of temperature on gametogenesis and spawning. Within these limits, other environmental factors, such as the energetic content of available food, play an important role in fecundity and larval development.

KEY WORDS : MOLLUSCS, BIVALVES, REPRODUCTION

RESUME

Les différentes modalités de la reproduction d'espèces de bivalves appartenant à des milieux "stables" et "instables" sont exposées, les stratégies de type K caractérisant les milieux stables, les stratégies de type r les milieux très instables, les bivalves des régions littorales présentant des comportements opportunistes. Les stratégies dépendent à la fois des facteurs externes et des facteurs internes comme les régulations neuroendocriniennes et les compétitions énergétiques entre les compartiments somatiques et germinaux. Dans le cas des bivalves littoraux, il a pu être défini deux types de comportement vis-à-vis de la température.

MOTS CLEFS : MOLLUSQUES, BIVALVES, REPRODUCTION

INTRODUCTION

Les caractéristiques démographiques des populations dépendent étroitement de leurs stratégies de reproduction qui peuvent être considérées comme adaptations aux conditions écologiques des milieux. Il est classique, selon MAC ARTHUR et WILSON (1963) de définir des stratégies de type K pour des populations de milieux stables, présentant de faibles fluctuations de densité, une vie adulte longue, une maturité sexuelle tardive et une fécondité moyenne.

Les stratégies de type r sont caractéristiques de milieux

instables. Les densités de populations présentent de larges fluctuations, la vie adulte est brève, la maturité sexuelle précoce, la période de reproduction courte et la fécondité élevée. Les mollusques bivalves peuplant les milieux benthiques marins ou dulçaquicoles, on peut donc s'attendre à trouver différentes stratégies en fonction de la diversité de ces milieux. Peu d'espèces ont été étudiées, l'essentiel des recherches portant sur les cycles de reproduction de bivalves d'importance commerciale.

A l'aide des travaux des auteurs et de nos recherches personnelles, nous exposerons quelques stratégies puis nous essayerons de dégager l'action de quelques facteurs ayant une incidence significative sur ces stratégies en particulier pour les espèces à vaste répartition géographique en latitude.

1. ANALYSE DE QUELQUES STRATEGIES

1.1 Milieux stables ou relativement stables : les facteurs du milieu varient peu. On peut retenir les écosystèmes où se manifestent des températures peu élevées : milieux bathyaux et abyssaux, zones polaires arctiques et antarctiques ; à l'inverse ceux où règnent des températures élevées : les régions tropicales et les sources hydrothermales du domaine marin profond.

A - Zones "froides"

a) On ne possède que peu de données sur les bivalves des zones bathyales et abyssales. Une ponte peu abondante et continue comme un développement larvaire lécitotrophe semblent, d'après SCHELTEMA (1972), être la stratégie de reproduction la plus commune.

b) Les milieux polaires présentent des affinités avec l'environnement des grandes profondeurs : eaux froides, obscurité pendant de longues périodes de l'année, productivité primaire limitée.

Trois espèces de la plateforme océanique arctique ont été étudiées par THORSON (1952) et OCKELMANN (1972); *Astarte borealis* et *Astarte elliptica* ont une ponte continue au cours de l'année, des ovocytes de grande taille (160 - 180 µm) et des larves lécitotrophes. Mais *Macoma calcarea* montre un cycle de reproduction restreint aux mois de printemps et d'été, les oeufs sont de petite taille (80-90 µm) et les larves planctotrophes.

Quelques données ont également été acquises sur des espèces antarctiques : PEARSE (1986). *Anatina elliptica* et *Limatula hodgsoni* ont des larves lécitotrophes mais *Adamussium colbecki* possède des oeufs de petite taille et des larves planctotrophes.

B - Zones 'chaudes"

a) Les espèces récemment découvertes au niveau des zones hydrothermales marines profondes apportent des données particulièrement intéressantes et importantes (TURNER et al., 1985 ; BERG, 1985 ; LE PENNEC (1986).

Calyptogena magnifica, grande espèce appartenant à la famille des Vesicomeidae, présente une lente sexualisation (3-4 ans), un cycle de reproduction continu, des ovocytes d'une taille importante (160 µm) pourvus de granules vitellins et une larve vraisemblablement lécitotrophe. A l'inverse, le grand Mytilidae Bathymodiolus thermophilus, bien qu'ayant aussi une reproduction continue, une faible fécondité, possède des oeufs de petite taille (40-50 µm) et des larves planctotrophes.

b) De nombreuses informations sont disponibles pour les mollusques des côtes tropicales et deux espèces ont été particulièrement étudiées au Brésil, dans des zones de stabilité thermique et saline (LUNETTA, 1969 ; GROTTA et LUNETTA, 1982). Anomalocardia brasiliana (Veneridae) et Perna perna (Mytilidae) montrent un cycle sexuel presque continu ; ces deux espèces ont des oeufs de petite taille (70-80 µm) et des larves planctonotrophes. Dans d'autres zones tropicales de grande stabilité thermique (lagons de l'Ile Maurice), nous avons observé des espèces (Ostrea crista-galli) à larves lécitotrophes, coexistant avec des espèces à larves planctotrophes (Saccostrea forskali).

1.2 Plateforme continentale : les variations thermiques vont marquer le rythme des saisons, encore qu'elles soient estompées par rapport à celles des eaux côtières littorales. Les salinités varient très peu mais la production primaire élevée est soumise à l'apparition des "blooms".

Deux espèces ont été bien étudiées sur la plateforme nord-atlantique, "l'océan quahog" (Arctica islandica) et la Coquille St-Jacques (Pecten maximus).

Arctica islandica est une grande espèce gonochorique, répandue sur le plateau continental, le Canada, les U.S.A., la Norvège jusqu'au large des côtes d'Espagne (vers - 60 m) ; sa distribution géographique étant limitée vers le sud par des températures estivales de 16° C. La sexualisation est tardive (2 ans - THOMPSON et al., 1980), les gamétogenèses initiées en février et le cycle de reproduction se déroulent de mars à octobre (MANN, 1982). Les oeufs sont de petite taille (70-80 µm), les larves probablement planctotrophes et la fécondité réduite.

La reprise de l'activité génitale est précédée par une période d'accumulation de réserves glucidiques coïncidant avec des blooms phytoplanctoniques (MANN, 1982).

Pecten maximus possède une répartition légèrement plus septentrionale et littorale, de la Norvège au sud de l'Espagne, les limites thermiques étant respectivement 5 à 6° C et 21-22° C. La croissance est lente (ANTOINE et al., 1979), la sexualisation demandant 2 années (MASON, 1958), mais les animaux pouvant se reproduire pendant 5 à 6 années. Chez cette espèce hermaphrodite, le cycle sexuel annuel est très long, de novembre à septembre de l'année suivante en Baie de Seine (LUBET et al., 1985) ; toutefois, seules les pontes estivales (juillet à fin août) assurent le recrutement.

Des observations cytologiques effectuées sur plusieurs années nous ont révélé l'existence d'une très forte lyse ovocytaire détruisant plusieurs générations d'ovocytes de novembre à mai. Ce phénomène de lyse se réduit considérablement à la fin du printemps et au début de l'été alors que l'on constate une forte augmentation de la productivité primaire et un accroissement du flux d'énergie disponible traversant les populations. Pontes et spermiations sont alors observées ; les oeufs, de petite taille (70 - 80 μm), sont émis en quantité importante (12 à 20 x 10^6) et les larves sont planctotrophes.

Chlamys opercularis présente un cycle de reproduction similaire à celui de Pecten maximus (ALLARAKH, 1979).

1.3 Milieux instables ou "très instables": les populations des eaux côtières, soumises à l'influence des marées comme à celle des eaux telluriques sont affectées par de larges variations des facteurs du milieu, en particulier dans les estuaires ou les lagunes. Toutefois, la productivité primaire et la quantité d'aliments disponible reste le plus souvent à un niveau élevé, spécialement pendant les périodes de "blooms". Beaucoup de travaux ont été effectués sur les populations et les espèces de bivalves, en particulier sur celles d'intérêt commercial. Deux types de stratégies peuvent être mis en évidence.

A - Stratégie de "type Mytilus"

Mytilus edulis présente une large répartition géographique. Deux sous-espèces ont pu être distinguées (LUBET et al., 1984 ; DIXON et FLAVELL, 1986). Les peuplements de M. edulis-edulis (ME) s'étendent de la côte est des U.S.A., du Canada, du sud du Groenland et de l'Islande jusqu'aux côtes nordiques et tempérées atlantiques de l'Europe où le Bassin d'Arcachon constitue sa limite méridionale.

Mytilus edulis-galloprovincialis (MG) se rencontre sur le littoral sud des Iles britanniques, les côtes atlantiques de France et du Nord du Maroc, sur les côtes européennes de la Méditerranée, en Adriatique, en Mer Noire et sur les côtes africaines méditerranéennes : Maroc, Algérie et Tunisie jusqu'au Cap Bon.

Les résultats des auteurs et nos recherches personnelles (LUBET, 1981) montrent que ME présente une période de ponte limitée à l'été dans les stations les plus septentrionales s'étendant progressivement au printemps et à l'été (Mer du Nord) puis recouvrant l'hiver et le début du printemps dans les régions les plus méridionales (Manche, Atlantique) alors que dans ces dernières, la fin du printemps et été est marqué par une période de repos sexuel et l'accumulation de glycogène et de lipides dans le tissu de réserve (LUBET, 1959).

MG montre un comportement inverse de celui de ME, avec un cycle de reproduction très étalé dans les stations septentrionales de la Manche, puis comparable à celui de ME sur les côtes atlantiques, méditerranéennes, adriatiques de l'Europe. Toutefois, dans les stations les plus méridionales (Lac de Bizerte : Tunisie ; LUBET et al., 1982), la période de reproduction est hivernale et limitée à une seule ponte alors que la période de repos sexuel et d'accumulation des réserves devient très longue.

Il faut noter que ces deux sous-espèces sont très fécondes (plusieurs millions d'oeufs de petite taille - 70-80 μm- par émission) et que les larves sont planctotrophes. Enfin, les moules situées dans un environnement relativement stable et où la production primaire reste élevée (cultures en "eau profonde", rias de Gallice) présentent un cycle de reproduction pratiquement continu et le tissu de réserve se maintient constamment sans présenter les fluctuations caractérisant les animaux des zones soumises aux marées et à l'émersion.

ME et MG présentent une grande flexibilité dans leurs stratégies de reproduction. On peut parler ici de stratégie opportuniste. Par ailleurs, il est important de remarquer que ces animaux ne sont pas limités pour leurs émissions de gamètes par une température minimale spécifique de ponte, celle-ci pouvant se produire dans les conditions naturelles pour ME, entre 2-4° C et 16-17° C et pour MG entre 7-8° C et 19-20° C.

Les recherches de LUCAS (1965) et nos observations personnelles sur Glycimeris glycimeris sembleraient montrer que la stratégie de reproduction de cette espèce serait du même type que celle de Mytilus edulis.

B - Stratégie de "type Crassostrea"

Le comportement le plus répandu est celui de très nombreuses espèces littorales appartenant à de nombreuses familles : Pectinidés (Chlamys varia), Ostréidés (Ostrea edulis, Crassostrea sp.), Cardiidés (Cerastoderma glaucum, C. edule), Vénéridés (Tapes sp., Venus verrucosa, V. gallina, Mercenaria mercenaria), Lucinidés (Loripes lacteus), Syndesmiidés (Abra alba), Tellinidés (Tellina tenuis), Donacidés (Donax trunculus), Mactridés (M. solida).

Le cycle de reproduction dépend fortement des blooms saisonniers phytoplanctoniques, la ponte provenant lorsqu'une température minimale spécifique permettant l'émission des gamètes est atteinte.

Elle s'effectue donc, selon les espèces au printemps ou en été, l'hiver étant caractérisé par une période de repos sexuel.

Tous ces bivalves sont ovipares avec des oeufs de petite taille (60 à 80 µm) et des larves planctotrophes, à l'exception d'Ostrea edulis et d'autres Ostrea (O. chiliensis, O. puelchana) qui ont des oeufs de grande taille (160-180 µm) et des larves lécitotrophes gardées dans les branchies pendant une longue durée de la vie larvaire.

Chez les espèces à large répartition géographique, la période de reproduction peut être prolongée dans les régions les plus chaudes.

Cerastoderma glaucum (Coque) est largement distribué de la Norvège au sud de la Méditerranée (LUBET, 1983). Son cycle de reproduction est relativement court dans les régions septentrionales, estivale en Norvège, printanière et estivale vers le sud. Dans les régions les plus chaudes de l'aire de répartition (Italie : IVELL, 1979 a, b ; Tunisie : ZAOUALI , 1974) où cette espèce vit dans des milieux marins lagunaires, la reproduction cesse à la fin du printemps et en été mais le cycle sexuel reprend en automne et des pontes automnales, hivernales et printanières ont été observées. Dans ces milieux très instables, où la densité de population peut fluctuer largement en fonction des conditions extrêmes estivales (températures proches du TL 50, eutropnisation, diminution de la teneur en O_2 et augmentation des sulfures), on assiste également à un comportement opportuniste.

Des observations similaires ont été rapportées pour la palourde (Ruditapes decussatus) (LUBET, 1983), Macoma baltica (BACHELET, 1981) dans les eaux côtières européennes et pour des bivalves tropicaux littoraux soumis à des variations importantes des facteurs du milieu lors de la mousson en Inde (Paphia laterisulcata, MANE et NAGABHUSHANAM, 1979).

1.4 Niches écologiques : Certains bivalves perforants vivent dans des "niches" écologiques stables ou flottantes (bois).

Les mollusques perforant le bois (Teredinidae) occupent une niche originale. Ils peuvent présenter, chez quelques espèces (Teredo), des changements rythmiques de sexe (COE, 1921). Certaines espèces sont ovipares et ordinairement confinées à de vastes régions océaniques. Leurs stratégies de reproduction suivent alors celle des espèces littorales côtières exposées ci-dessus. Les espèces larvipares sont largement dispersées dans le domaine océanique par les bois flottants ou les coques des bateaux en bois.

Toutefois aussi bien les espèces ovipares de Tarets que les espèces larvipares possèdent de façon similaire des oeufs de très petite taille (43 - 59 μm) parmi les plus petits de ceux des bivalves.

Les espèces larvipares sont capables de produire de nombreuses émissions larvaires, se succédant rapidement (CALLOWAY et TURNER, 1985). Lyrodus floridanus produit régulièrement des larves, les branchies incubant plusieurs stades larvaires en même temps. L'existence d'oeufs de petite taille et à faible quantité de réserves implique pour l'accomplissement du développement larvaire, une source de nourriture extra-embryonnaire ; les branchies sont alors adaptées pour la nutrition larvaire (CALLOWAY, 1985). Les espèces larvipares de Tarets qui émettent des larves au stade pédivéligère recolonisent constamment leur substrat (bois) et ainsi peuvent être répandues dans un domaine géographique très étendu.

En conclusion,

Cette étude montre que les stratégies de type K se rencontrent dans les zones stables ou relativement stables (populations de bivalves des eaux profondes, des zones arctiques ou antarctiques, des régions tropicales et de certaines niches écologiques (bois flottants). Toutefois, dans ces populations, il existe un nombre important d'espèces à larves lécitotrophes et quelquefois des espèces larvipares (Tarets).

Le comportement de la Coquille St-Jacques est assez particulier. La stratégie démographique est de type K ainsi que potentiellement celle de la stratégie de reproduction. Toutefois, cette dernière ne s'effectue que pendant une période limitée de l'année (période la plus chaude) avec une forte fécondité, ce qui s'apparente à une stratégie de type r.

Enfin, les populations des eaux côtières, estuariennes et lagunaires présentent des stratégies opportunistes de type r. Les espèces ovipares et à larves planctotrophes dominent très largement.

2. ANALYSE DE QUELQUES FACTEURS AGISSANT SUR LES STRATEGIES DE REPRODUCTION

2.1 Allocation d'énergie et effort de reproduction : la stratégie de reproduction va dépendre de l'énergie mobilisable pour réaliser les gamétogenèses. GABBOTT (1975) a montré que le glycogène constituait la réserve fondamentale des bivalves, le glucose étant le métabolite essentiel pour soutenir l'effort de reproduction. La stratégie de reproduction dépendra de la compétition entre le compartiment somatique (métabolisme de routine, croissance) et le compartiment germinal comme de l'intensité des apports nutritionnels.

A - Chez *Pecten maximus*, cette compétition est importante (LUBET *et al.*, 1985) entre une forte croissance et une gamétogenèse intense. Les réserves viennent du muscle adducteur qui se vide progressivement de son glycogène (automne, hiver, début du printemps) ce qui expliquerait la lyse ovocytaire car celle-ci ne cesse que lorsque les apports nutritionnels deviennent suffisants (bloom planctonique printanier). La reproduction devient possible ce qui expliquerait que la stratégie démographique des populations soit de tendance K alors que la stratégie de reproduction tende vers r.

B - Chez les *Mytilidae*, LUBET (1959), LUBET *et al.* (1979) ont montré l'existence d'une corrélation significative entre le développement du tissu de réserve, sa richesse en glycogène et l'intensité de l'effort de reproduction. Dans les zones à haute productivité primaire, les animaux peuvent effectuer plusieurs pontes de septembre à juin. On voit que si la stratégie démographique reste de tendance r (communautés à reproduction précoce, à développement rapide), la stratégie de reproduction s'oriente vers K mais avec une forte fécondité. La stratégie de reproduction paraît donc dépendre essentiellement de l'apport nutritionnel comme le suggèrent NEWELL *et al.* (1982).

2.2 Espèces ovipares et larvipares : les espèces larvipares ou les espèces à larves lécitotrophes peuvent souvent coexister dans la même biocoenose, avec des espèces ovipares et à larves planctotrophes (voir 1ère partie). Ceci permet de penser que l'évolution vers une économie de l'énergie mobilisée par l'effort de reproduction chez les espèces larvipares ou à larves lécitotrophes n'est pas un phénomène d'adaptation à des conditions particulières de leur environnement.

. LUCAS *et al.* (1978) ont estimé et comparé, à l'aide de techniques bioénergétiques, l'effort de reproduction d'espèces ovipares (*Mytilus edulis*, *Chlamys varia*) et larvipares (*Ostrea edulis*, *O. puelchana*). La quantité d'énergie nécessaire pour soutenir la reproduction des espèces ovipares est bien supérieure à celle des espèces larvipares. Chez les Ostréidés ovipares

(Crassostrea gigas), la présence d'abondantes réserves de glycogène soutient un effort de reproduction considérable et limité à une courte période.

La comparaison d'espèces ovipares à larves planctotrophes avec celle d'espèces à larves lécitotrophes vivant dans le même habitat suggère que les potentialités nutritionnelles (taux de filtration et capture des particules, régime alimentaire, digestion et stockage des substances de réserve) sont plus développées chez les espèces ovipares à haute fertilité que chez celles à fertilité plus réduite (larves lécitotrophes). Nous donnerons les exemples suivants :

- l'huître ovipare et à larves planctotrophes Crassostrea gigas ainsi que les autres espèces étudiées du genre Crassostrea (C. angulata, C. virginica) possèdent un très large spectre de particules capturées (bactéries, algues phytoplanctoniques, matières organiques, ...). Leur taux de filtration est très élevé et elles peuvent se développer dans des zones côtières, estuariennes et lagunaires.

L'huître larvipare (Ostrea edulis) qui coexiste souvent dans les mêmes biocoenoses que l'espèce précédente possède un taux de filtration moins important, résiste moins aux fortes charges particulaires ; elle se développe mieux dans des eaux plus claires et océaniques (MARTEIL, 1960; LE DANTEC, 1968).

- dans les sources hydrothermales des zones océaniques profondes Bathymodiolus thermophilus (ovipare à larves planctotrophes) exploite des sources nutritionnelles variées : bactéries hydrothermales mais aussi des organismes ou du seston provenant d'autres régions océaniques (LE PENNEC, 1986) alors que Calyptogena magnifica (ovipare à larves lécitotrophes) est plus strictement dépendant de bactéries symbiotiques (FIALA-MEDIONI, 1986).

- l'émission larvaire continue des Térédinidés larvipares est exceptionnelle chez les bivalves. Ces animaux couvrent leur effort de reproduction grâce à l'énergie provenant de la dégradation du bois par des organismes symbiotiques (WATERBURY et al., 1985) et ont ainsi la possibilité de n'être pas inféodés, comme la plupart des bivalves, aux périodes de "blooms" phytoplanctoniques, comme par exemple Ostrea edulis qui est fortement dépendante de la nourriture disponible.

2.3 Les facteurs du milieu (température): chez les espèces à large répartition en latitude, la température semble jouer un rôle dans la séquence des cycles sexuels annuels. Peu d'études expérimentales ont été encore entreprises pour étudier cette action. Nous signalerons les résultats suivants :

A - Chez Ostrea edulis, Crassostrea gigas, Mytilus edulis, Cerastoderma glaucum, nous avons pu montrer que la reprise des gamétogenèses ne dépend pas de la température saisonnière au moment de l'initiation des phénomènes sexuels mais d'un "programme antérieur", en particulier de l'importance des réserves accumulées et de leurs possibilités d'accumulation (LUBET et GIMAZANE, 1972; LUBET, 1983 ; LUBET et al., 1986).

B - Nous avons signalé ci-dessus deux comportements de stratégies de reproduction pour des bivalves des eaux côtières (1.3, A et B). Des recherches expérimentales (LUBET, 1981, 1983 ; LUBET et ALOUI, 1986) permettent d'expliquer ces deux types de stratégies.

Les bivalves sont sensibles à des zones thermiques pour lesquelles les gamétogenèses deviennent anormales et s'arrêtent. On constate alors une lyse ovocytaire pouvant conduire à la suppression totale des pontes. Il existe ainsi une zone thermique inférieure (basses températures) où les gamétogenèses sont ralenties puis s'arrêtent avec des altérations au niveau des gamètes et une zone thermique supérieure (températures élevées) où les ovocytes se lysent, alors que des spermatocytes deviennent pycnotiques.

a) "Type Mytilus" : Des recherches expérimentales ont mis en évidence les faits suivants (LUBET, 1983 ; LUBET et ALOUI, 1986) sur Mytilus edulis et M. galloprovincialis. Si la zone thermique inférieure affectant les gamétogenèses tend puis se confond avec la limite thermique létale inférieure de l'espèce (TL 50), il n'en est pas de même pour la zone thermique supérieure. Celle-ci est nettement distincte de la TL 50 supérieure (Fig. 1).

Mytilus edulis	0° C	0-4° C	15-17° C	23-24° C
M. galloprovincialis	5,5-6° C	5,5-8° C	18-20° C	26-27° C
	LT_{50_I}	ZTS_I	ZTS_S	LT_{50_S}

LT_{50} : Températures létales (50 % de mortalité de la population)
I = inférieure ; S = supérieure

ZTS : Zone thermique sensible (gamétogenèses)
I = inférieure ; S = supérieure

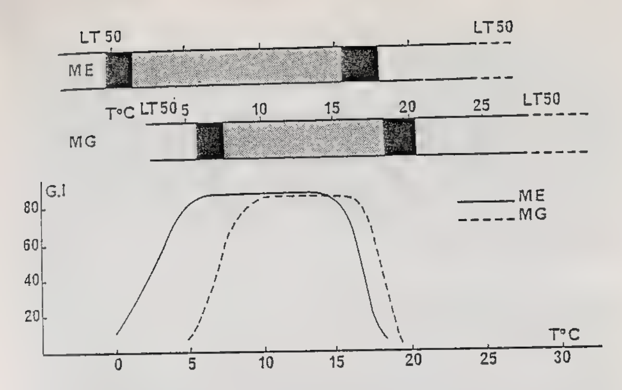


Fig. 1.- Cycle annuel de reproduction de Mytilus edulis (ME) et de M. galloprovincialis (MG). LT : température létale ; en noir : arrêt de la gamétogenèse ; en pointillé : gamétogenèse. La ponte peut se produire à n'importe quelle température à l'intérieur de cette fenêtre.

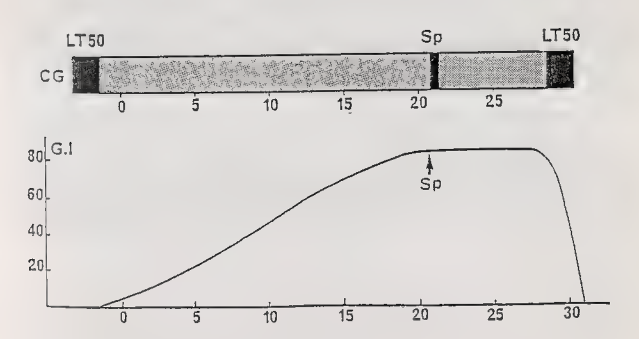


Fig. 2.- Cycle annuel de reproduction de Crassostrea gigas (CG). Légendes identiques à celles de la figure I.
Sp : température minimale requise pour la ponte.

A l'intérieur des zones thermiques sensibles, il existe une "fenêtre thermique' de 8 à 10° C qui correspond aux possibilités de reproduction. Entre les deux limites (LTS), nous avons pu montrer expérimentalement qu'une élévation de température n'accélère pas de façon significative la cinétique des gamétogenèses, ni la maturation. Des élevages effectués pendant une année à des températures constantes échelonnées entre 4° C et 19° C ont montré que les dates de pontes étaient superposables chez les animaux témoins des stations naturelles et ceux élevés à des températures situées dans la "fenêtre thermique".

Il a d'ailleurs été possible, en combinant plusieurs températures de reproduire des stratégies d'animaux de différentes stations situées à diverses latitudes. Par ailleurs, les moules peuvent émettre leurs gamètes, lorsque la maturité sexuelle est acquise, aux différentes températures de la "fenêtre thermique", le cycle sexuel pouvant continuer pendant une longue période de l'année. Toutefois, le tissu de réserve n'est pas affecté par cette zone thermique supérieure et l'accumulation de glycogène et des lipides s'effectue, alors que les gamétogenèses se ralentissent et s'arrêtent. Cela coïncide avec la saison du bloom planctonique et permet par l'importance de l'énergie stockée de programmer le cycle sexuel de l'année suivante.

Comme NEWELL et al. (1982) l'ont observé en étudiant des populations de M. edulis de la côte est des U.S.A., la nutrition aura alors un rôle fondamental dans les stratégies de reproduction, expliquant les différences spatio-temporelles mais les températures des stations étudiées par ces auteurs se situent certes sur une cline latitudinale mais sont toutes situées à l'intérieur de la "fenêtre thermique".

b) Type "Crassostrea" : De nombreux bivalves littoraux présentent un comportement différent (LOOSANOFF et DAVIES, 1962 ; LUBET, 1981). Ici, les zones thermiques sensibles précèdent légèrement et recouvrent les températures létales (TL 50) inférieures et supérieures (Fig. 2). A l'intérieur de ces zones existe aussi une "fenêtre thermique" mais ici une augmentation de température accélère la cinétique des gamétogenèses. La notion de "day-degree" (BAYNE, 1975) est valable pour ces espèces et l'action de la température sur l'évolution de la lignée germinale est largement utilisée dans les écloseries commerciales de bivalves pour obtenir plus rapidement la maturation des animaux et les conditionner pour l'émission des gamètes ou des larves.

Pour ces espèces, la ponte requiert une température minimale spécifique qui limite l'expansion de l'espèce dans le domaine le plus froid de son aire de répartition géographique. Ceci explique également l'extension de la période de reproduction dans les régions les plus chaudes. Toutefois, chez des espèces à large répartition latitudinale, une sélection des génotypes peut exister. KORRINGA (1955) a défini chez *Ostrea edulis*, 3 populations en fonction de la valeur de la température minimale de ponte : Mer du Nord (14-15 ° C), Atlantique (17-18° C), Méditerranée (20-21° C). Des recherches récentes de génétique de populations permettent de mettre en évidence de réelles différences génétiques entre ces populations (WILKINS et MATHERS, 1974 ; BLANC *et al.*, 1985).

D'autres facteurs externes peuvent aussi moduler l'action de la température. MARTEIL (1960) a montré que pour une même température, le développement gonadique d'*Ostrea edulis* était plus précoce et sa maturation plus rapide si les salinités s'abaissent légèrement à la fin de l'hiver et au début du printemps. Toutefois, ces apports telluriques peuvent favoriser la productivité primaire, donc augmenter l'énergie disponible pour l'effort de reproduction. Des observations similaires ont été réalisées chez *Crassostrea angulata* par LE DANTEC (1968). La durée de la gamétogenèse est fonction de la température et de la salinité en hiver et au printemps; elle est raccourcie par de basses salinités et fortes températures hivernales.

En conclusion,

Il apparaît indispensable d'associer les modalités des stratégies de reproduction des bivalves aux particularités des milieux occupés par les populations. L'application du modèle proposé par MAC ARTHUR et WILSON (1967) est seulement possible dans le cas de milieux "extrêmes" ou très stables ou très instables. Pour la plupart des espèces de la frange littorale côtière, une grande flexibilité apparaît dans les stratégies de reproduction. De nouvelles recherches sont indispensables au niveau de la dynamique des populations, du recrutement, de la génétique, de l'écophysiologie pour mieux appréhender les processus de reproduction chez les bivalves.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLARAKH, C., 1979 - Thèse Doctorat 3ème cycle, Caen, 148 p., 20 pl.

ANTOINE, L., CAREN, P. et P. LUBET, 1979 - Cahiers Biol. Mar. Roscoff, 20 : 139-150.

BACHELET, G., 1980 - Mar. Biol., 59 : 105-117.

BAYNE, B.L., 1975 - Ecol. of Estuarine Organism., Univ. South Carolina Press Columbia : 259-277.

BLANC, F., ATTARD, J. et P. PICHOT, 1985 - Aquaculture (sous presse).

BERG, C.J., 1985 - Bull. Biol. Soc. Washington, 6 : 167-184.

CALLOWAY, C.B. et R.D. TURNER, 1983 - J. Shellfish Res., 3 (1) : 65-69.

CALLOWAY, C.B. et R.D. TURNER, 1986 - Int. Conf. on Marine Biodeterioration. India, 12-13.

COE, W.R., 1941 - Biol. Bull., 81 (2) : 168-176.

DIXON, D.R. et N. FLAVELL, 1986 - J. mar. biol. Ass. U.K., 66 : 219-228.

FIALA-MEDIONI, A., 1986 - Oceanis (sous presse).

GABBOTT, P.A., 1983 - In "The Mollusca". Acad. Press, pp. 165-217.

GALLAGER, S.M., TURNER, R.D. et C.J. BERG, 1981 - J. exp. mar. Biol. Ecol., 52 : 63-77.

GROTTA, M. et J. LUNETTA, 1982 - Rev. Nord. Biol. (Brazil), 51 (1) : 21-28.

IVELL, R., 1979 a - J. Mal. St. London, 45 (3) : 364-382.

IVELL, R., 1979 b - Ibid., 45 (3) : 382-400.

KORRINGA, P., 1976 - Ann. Biol. Paris, 33 : 1-17.

LE DANTEC, J., 1968 - Rev. Trav. Inst. Pêches Mar., Paris, 32 : 1-126.

LEPENNEC, J., 1986 - Ibid (sous presse).

LOOSANOFF, V.L. et H.C. DAVIS, 1952 - Biol. Bull., 103 : 80-96.

LOWE, P.M., MOORE, M.N. et B.L. BAYNE, 1982 - J. mar. biol. Ass. U.K., 62 : 133-145.

LUCAS, A., 1965 - Bull. Biol. France-Belgique, 29 : 115-217.

LUCAS, A., CALVO, J. et M. FRANCART, 1978 - Haliotis, 9 (2) : 107-116.

LUBET, P., 1959 - Rev. Trav. Inst. Pêches Mar., Paris, 23 (3) : 387-548.

LUBET, P., 1981 - Océanis, 6 (5) : 469-489.

LUBET, P., 1981 - Bull. Soc. Zool. France, 106 : 283-292.

LUBET, P., 1983 - J. Mal. St. London, 12 A : 100-105.

LUBET, P., 1984 - Haliotis, 14 : 49-63.

LUBET, P. et J.P. GIMAZANE, 1972 - Bull. Soc. linn. Normandie, 103 : 137-146.

LUBET, P., GIMAZANE, J.P. et G. PRUNUS, 1981 - Haliotis, 11 : 157-170.

LUBET, P., PRUNUS, G., MASSON, P. et D. BUCAILLE, 1984 - Bull. Soc. Zool. Fr., 106 : 283-292.
LUBET, P., BESNARD, J.Y. et R. FAVERIS, 1985 - IVth Int. Workshop on Pectinids, La Coruña, Spain : 1-15.
LUBET, P. ALOUI, N. et N. KARNAUKHOVA, 1986 - C.R. Acad. Sc. Paris (sous presse).
LUNETTA, J., 1969 - Bol. Fac. Fil. Cienc. Let., Univ. Saõ Paulo, Brazil, 26 : 33-111.
MAC ARTHUR, R.H. et E.O. WILSON, 1968 - The theory of Island biogeography, Princeton Univ. Press.
MANE, R. UA et R. NABABHUSHANAM, 1979, Malacologie, 18 : 297-313.
MANN, R., 1982 - Fish. Bull., 80 (2) : 315-326.
MARTEIL, L., 1960 - Rev. Trav. Inst. Pêches Mar., Paris, 24 (3) : 329-446.
MASON, J., 1958 - J. mar. biol. Ass. U.K., 136 : 473-492.
NEWELL, R.J., HILBISH, T.J., HOEHN, R.K. et J.C. NEWELL, 1982 - Biol. Bull., 162 : 299-310.
OCKELMANN, W., 1972 : Meddr. Gronland, 122 : 1-256.
PEARSE, J., 1986 - IVth Symp. Inv. Rep. Lille, Elsevier ed. (sous presse).
SCHELTEMA, R., 1972 - In Brauer ed. "Barology and experimental biology of deep sea", Univ. Carolina, pp. 58-66.
THORSON, G., 1946 - Meddr. Dann. Fisk og. Havunders (ser. Plancton) : 4 : 1-523.
THOMPSON, I., JONES, D.S. et W.J. RUPES, 1980 - Mar. Biol., 57 : 35-39.
TURNER, R.D., 1973 - Science, 180 : 1377-1379.
WATERBURY, J.B., CALLOWAY, C.B. et R.D. TURNER, 1983 - Science, 221 : 1401-1403.
WILKINS, N. et N.F. MATHERS, 1974 - Anim. Blood GRPS Biochem Genet., 4 : 41 - 47.
ZAOUALI, J., 1974 - Thèse Doctorat Etat Sc. Nat., Caen, 350 pages.

HALIOTIS, 16 (1987) : 197 - 207

STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DE L'APPAREIL DIGESTIF DE *TEREDO NAVALIS* L. (TEREDINIDAE ; BIVALVIA)

par

Jean-Claude MARTINEZ

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences - 29287 BREST CEDEX

ABSTRACT : STRUCTURE AND FUNCTIONAL ANATOMY OF THE DIGESTIVE TRACT OF *TEREDO NAVALIS* L. (TEREDINIDAE ; BIVALVIA).

Live and fixed individuals of *Teredo navalis* were microdissected in order to improve the anatomical description of digestive tract and the transit of food particles. The digestive tract showed particular features which had not been made clear in previous publications. The mouth is surrounded by a single pair of bilobate labial palps. The subcylindrical stomach is traversed lenghtways by three ciliated folds corresponding to the typhlosoles. The first is located ventrally, in the main and proceeds into the gut typhlosole. Two other typhlosoles are contiguous and located dorsally. They ensure the transit of food particles between the stomach and the appendix. The fourth is originated from the hind part of the stomach and finishes into the gut. Two ciliated invaginations of the bottom of the stomach form the typhlosole of the appendix. Seven digestive diverticula were counted, and their openings in the stomach were indicated in keeping with typhlosoles. Six digestive diverticula appeared to be involved in wood digestion. These anatomical data are discussed in comparison with litterature. An explanation of the functionning of the digestive tract and its possible role in the utilisation of the wood's cellulose is proposed.

KEY WORDS : *Teredo navalis* L. - Digestive tract - Food transit.

RESUME :

L'étude anatomique par microdissection sur des animaux vivants ou fixés a permis de compléter la connaissance de l'appareil digestif et du transit des particules alimentaires provenant du milieu marin et de la galerie. L'anatomie du tractus digestif présente des caractéristiques particulières qui n'ont pas été suffisamment explicitées dans les travaux publiés. La description de l'estomac, subcylindrique, a été reprise. Trois bourrelets ciliés correspondant à des typhlosoles le parcourent longitudinalement. Le premier qui est ventral pour l'essentiel de son parcours est à l'origine du typhlosole de l'intestin. Les deux autres qui sont surtout dorsaux et parallèles sont responsables du transit des particules entre la partie antérieure de l'estomac et l'appendice. Un quatrième, qui a pour origine l'extrémité postérieure de l'estomac, se termine dans l'intestin. Deux invaginations ciliées du fond de l'estomac contribuent à former le typhlosole de l'appendice. Les glandes digestives sont au nombre de sept. Leurs débouchés dans l'estomac sont précisés par rapport aux typhlosoles. Six glandes sur sept sont impliquées dans la digestion du bois. Ces différentes données anatomiques sont discutées et comparées aux observations d'autres auteurs. Une explication du fonctionnement du tractus digestif et de son rôle possible dans l'utilisation de la cellulose du bois est proposée.

MOTS CLES : *Teredo navalis* L. - Appareil digestif - Transit alimentaire.

INTRODUCTION :

Sellus publia en 1733 la première étude scientifique sur les Teredinidae. Dans ce travail comme dans ceux qui suivirent, les données anatomiques sont difficiles à interpréter et l'identification des espèces décrites est douteuse. Nous citerons pour mémoire Deshayes

(1848), Quatrefages (1849), Beuk (1899). Il fallut attendre Sigerfoos (1908) pour qu'une étude précise des organes digestifs soit réalisée chez *Bankia gouldi* Jeffreys avec quelques références à *Teredo navalis* L. C'est Lazier (1924) qui le premier a décrit la morphologie et l'anatomie détaillées de l'appareil digestif de *Teredo navalis* L. Purchon (1960) utilisa ces observations et les interpréta avec une terminologie nouvelle. Enfin, Morton (1970) compléta la connaissance de la structure interne et des courants ciliaires de l'estomac de *Teredo navalis* L.

Notre étude de la digestion chez *Teredo navalis* L. nous a fait constater des caractères anatomiques non décrits par Lazier (1924) et Morton (1970). En conséquence, il nous a paru intéressant de reprendre la description complète de l'appareil digestif et des trajets possibles des particules alimentaires.

Au terme de ce travail, une explication du fonctionnement du tractus digestif et de son rôle éventuel dans l'utilisation de la cellulose est proposée.

MATERIELS ET METHODES :

Les *T. navalis* étudiés proviennent de l'anse de Rosermeur située dans la rade de Brest. Les animaux, fixés dans le formol neutre salé, ont été disséqués, du côté ventral, dans de l'alcool à 70°, sous une loupe binoculaire.

Afin de réaliser de meilleures observations, nous avons utilisé des spécimens d'une dizaine de centimètres. Les courants ciliaires du manteau, du pied, de l'appareil branchial et de l'appareil digestif ont été suivis sur des *Teredo* vivants. Nous avons utilisé pour cela des particules de charbon actif et des algues monocellulaires (*Dunaliella primolecta* et *Monochrysis lutheri*) préparées à des concentrations différentes.

RESULTATS :

1. Origine des particules alimentaires

Les particules alimentaires proviennent de deux sources distinctes : le milieu marin et le bois de la galerie. Celles provenant du milieu extérieur sont captées par le siphon inhalant. Elles sont véhiculées successivement par la branchie postérieure, les deux rainures branchiales situées de part et d'autre de la masse viscérale et les branchies antérieures. Elles parviennent à la bouche grâce aux mouvements de deux palpes labiaux bilobés (fig. 1).

Les particules en provenance de la galerie sont constituées de fragments de bois et de microorganismes associés. Ces particules sont prises en charge par des courants ciliaires exercés par le pied lui-même et par la partie ciliée du manteau qui l'entoure. Elles peuvent transiter ensuite vers la bouche par les rainures branchiales, les branchies antérieures et les palpes.

Il est à remarquer qu'une grande partie des particules ayant pénétré dans la cavité infrabranchiale seront expulsées par le siphon inhalant. Au cours de ce processus, elles sont enrobées de mucus et captées par les deux bandes ciliées du manteau situées de part et d'autre de la masse viscérale et de la branchie postérieure.

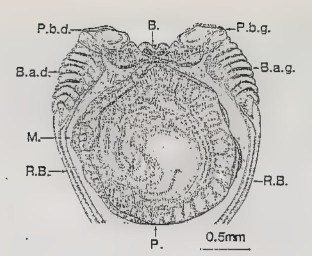


Fig. 1 - Branchies antérieures et palpes labiaux en avant du pied de *Teredo navalis* L.

Abréviations utilisées dans les figures

Ar.Ca.d. : Articulation du bouclier gastrique avec le capuchon dorsal.

Ar.S.St. : Articulation du bouclier gastrique avec le sac du stylet cristallin.

A.t. : Aire de tri dorsale de l'estomac antérieur.

A.t.P. : Aire de tri de la poche gauche.

B. : Bouche.

B.a.d. : Branchie antérieure droite.

B.a.g. : Branchie antérieure gauche.

Bd.Ca.d.s. : Bord postérieur du capuchon dorsal sectionné.

B.g. : Bouclier gastrique.

C. : Caecum gauche.

Ca.d. : Capuchon dorsal de l'estomac antérieur.

Cr.c. : Crêtes ciliées.

E.a. : Extrémité antérieure du bouclier gastrique.

E.a.St.: Extrémité antérieure du stylet cristallin.

E.Est. : Expansion latérale droite de l'estomac postérieur.

E.p. : Extrémité postérieure du bouclier gastrique.

E.p.St. : Extrémité postérieure du stylet cristallin.

G.d.1 ; G.d.2 ; G.d.3 ; G.d.4 ; G.d.5 ; G.d.6 ; G.d.7 : Glandes digestives de l'estomac.

I.c. : Invaginations ciliées du fond de l'estomac à l'origine du typhlosole de l'appendice.

I.d. : Intestin dorsal.

I.t. : Invaginations transversales de la paroi de l'estomac.

I.v. : Intestin ventral.

M. : Manteau à la périphérie du pied.

O. : Ouverture de l'estomac dans l'appendice.

O.e. : Oesophage.

O.e.Est. : Orifice de l'oesophage dans l'estomac antérieur.

O.Gd.1 ; O.Gd.2 ; O.Gd.3 ; O.Gd.4 ; O.Gd.5 O.Gd.6 ; O.Gd.7 : Ouvertures des glandes digestives dans l'estomac.

O.S.St. : Ouverture du sac du stylet dans l'estomac antérieur.

P. : Pied.

P.b.d. : Palpe labial bilobé droit.

P.b.g. : Palpe labial bilobé gauche.

P.Est. : Paroi de l'estomac.

P.g. : Poche gauche de l'estomac antérieur.

R.B. : Rainure branchiale.

R.e. : Repli externe du typhlosole de l'appendice.

R.g.S.St. : Région s'imbriquant dans la gouttière du sac du stylet cristallin.

R.i. : Repli interne du typhlosole de l'appendice.

R.s. : Rainures secondaires.

S.m. : Sillon médian séparant les deux doubles replis du typhlosole de l'appendice.

S.St. : Sac du stylet cristallin.

T.1 ; T.2 ; T.3 ; T.4 : Typhlosoles de l'estomac. T.1 et T.4 se prolongent dans l'intestin où T.1 est à l'origine du typhlosole enroulé de l'intestin.

T.A. : Typhlosole de l'appendice.

T.2 d. : Branche du typhlosole T.2 dorsale par rapport au débouché de l'oesophage dans l'estomac antérieur.

T.e.I. : Typhlosole enroulé de l'intestin.

T.2 s. : Branches dorsale et ventrale de T.2 sectionnées.

T.2 v. : Branche du typhlosole T.2 ventrale par rapport au débouché de l'oesophage dans l'estomac antérieur.

2. Description de l'appareil digestif

L'appareil digestif est réduit par rapport à la taille de l'animal. Chez un spécimen de 10,5 cm, il mesure 2,75 cm de long sur 0,25 cm dans sa plus grande largeur.

2.1. Organisation externe

Elle est représentée par la Figure 2.

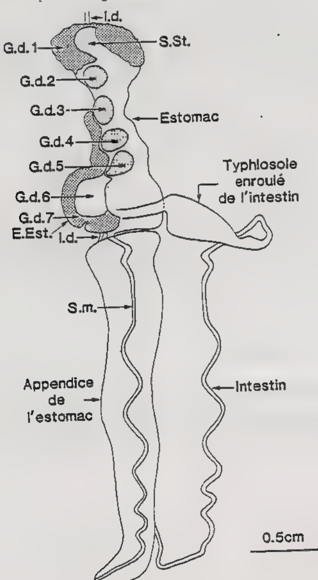


Fig. 2 - Organisation externe de l'appareil digestif de *Teredo navalis* L. en vue ventrale. (Pour les abréviations voir fig. 1).

Les glandes digestives sont appliquées à la paroi de l'estomac. Elles sont au nombre de sept.

La glande digestive 1 encadre ventralement le sac du stylet et recouvre dorsalement la région antérieure élargie de l'estomac.

Les glandes digestives 2, 3, 4, 5, 6 se succèdent d'avant en arrière en position ventrale droite. Les glandes 2, 3, 4, 5 se situent dans la partie subtubiforme de l'estomac, tandis que la glande 6 est superposée à l'expansion latérale droite de l'estomac postérieur.

La glande 7 s'étend latéroventralement à droite depuis la glande digestive 3 jusqu'à l'extrémité postérieure de l'estomac. Elle se développe jusque dans la région médio-dorsale.

Les glandes digestives 1 et 7 d'aspect vert jaunâtre sont distinctes des glandes 2, 3, 4, 5, 6 de couleur blanchâtre, dont les tubules renferment des fragments de bois. Ce type de tubule bien qu'en nombre réduit semble exister dans la glande 1.

2.2. Organisation interne (fig. 3).

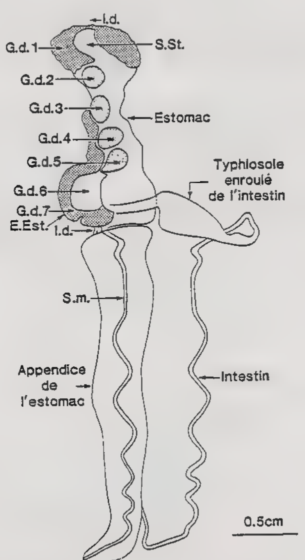


Fig. 3 - Organisation interne de l'appareil digestif de *Teredo navalis* L. en vue ventrale. Le trajet ventral des typhlosoles est coloré en noir. Leur itinéraire dorsal est laissé en blanc (Pour les abréviations voir fig. 1).

L'oesophage court de forme triangulaire est aplati dorsoventralement. Il est cilié entièrement et débouche dans la région médiane antérieure de l'estomac.

L'estomac très allongé, subcylindrique possède des extrémités élargies. Il peut être divisé incomplètement par des invaginations transversales de la paroi stomacale.

Dans la région antérieure évasée de l'estomac (fig. 4) débouche le sac du stylet. Le stylet est très petit et en forme de massue (fig. 5), il vient "percuter" par son "extrémité" amincie, le bouclier gastrique. Ce dernier est une plaque transparente à bord relevé à ses extrémités. L'extrémité antérieure entoure l'orifice du sac du stylet (fig. 6).

Sous le sac du stylet, on distingue sur la gauche de l'estomac et depuis la région ventrale : le caecum gauche (fig. 4), la poche gauche dont le plafond dorsal correspond à une aire de tri (fig. 4). C'est sous cette dernière, que s'ouvre le capuchon dorsal (fig. 7). Celui-ci est pourvu également d'une aire de tri à rainures secondaires et les typhlosoles T.1 et T.2 en sont issus. Le bouclier gastrique "s'agrafe" contre le bord postérieur de ce capuchon (fig. 4, 6 et 7).

La région postérieure de l'estomac présente sur le côté droit, une expansion latérale (fig. 3). C'est au fond de l'estomac et dans sa région centrale que débouche l'appendice par un orifice dans lequel s'enfoncent deux invaginations ciliées de la paroi stomacale (fig. 3).

L'intestin a pour origine la région médioventrale postérieure de l'estomac (fig. 2). Il forme à son départ un typhlosole enroulé rabattu du côté gauche sur notre schéma, alors qu'il se trouve accolé ventralement à la droite de l'estomac (fig. 3). Après un brusque coude, l'intestin vient se loger ventralement dans le sillon médian séparant les deux replis du typhlosole de l'appendice qu'il coutourne et remonte dorsalement (fig. 2 et 3). Après avoir longé la région dorsale médiane de l'estomac (fig. 2 et 3), l'intestin tourne autour du muscle adducteur postérieur pour aboutir dans le canal anal en relation avec la cavité suprabranchiale.

3. Transit des particules alimentaires dans l'appareil digestif (fig. 3)

L'estomac est parcouru longitudinalement par trois bourrelets ciliés qui sont des invaginations de la paroi et qui correspondent à des typhlosoles.

Le premier (T.1), flanqué d'un sillon d'évacuation, a pour origine le caecum gauche de l'estomac. D'abord ventral, il passe sur le côté droit de l'estomac, décrit une boucle dans l'expansion latérale droite de l'estomac, devient dorsal à la sortie de cette dernière pour redevenir ventral en pénétrant dans l'intestin. Dans celui-ci, il forme le typhlosole enroulé se terminant juste avant la courbure brusque de l'intestin.

Les deux autres, T.2 et T.3, sont médiodorsaux et proviennent du capuchon dorsal. Celui de droite (T.2) est bifurqué à son origine (fig. 3, 4 et 7). Les deux ramifications qui lui donnent naissance sont situées de part et d'autre de l'ouverture de l'oesophage dans l'estomac. Après leur coalescence, T.2 devient dorsal et s'achève, au voisinage de l'expansion latérale de l'estomac, à l'endroit où T.1 redevient ventral pour pénétrer dans l'intestin. Quant à T.3, dorsal depuis son origine, il décrit une boucle à la périphérie de l'extrémité postérieure de l'estomac au cours de laquelle il est d'abord ventral avant de devenir dorsal. Au-dessous, une vingtaine de crêtes ciliées sont en relation avec les deux invaginations ciliées qui s'enfoncent dans l'orifice de communication de l'estomac avec l'appendice. L'invagination la plus large, la droite, est à l'origine des deux replis internes du typhlo-

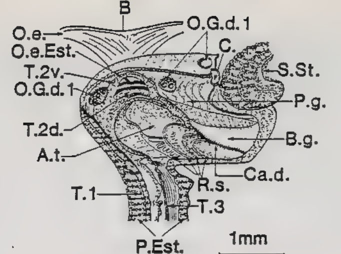


Fig. 4 - Estomac antérieur en vue ventrale de *Teredo navalis* L. (Pour les abréviations voir fig. I).

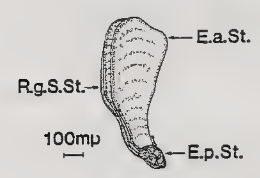


Fig. 5 - Stylet cristallin de *Teredo navalis* L. (Pour les abréviations voir fig. 1).

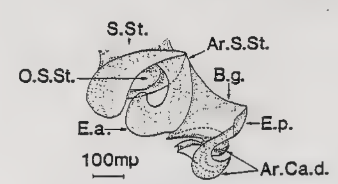


Fig. 6 - Relations du bouclier gastrique avec le sac du stylet et le capuchon dorsal chez *Teredo navalis* L. (Pour les abréviations voir fig. I).

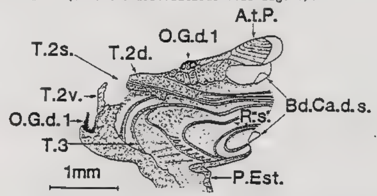


Fig. 7 - Capuchon dorsal ouvert ventralement chez *Teredo navalis* L. (Pour les abréviations voir fig. 1).

sole de l'appendice. La gauche, par contre, se confond avec le repli externe de ce typhlosole.

Un quatrième typhlosole (T.4) prend naissance dans un des débouchés de la glande digestive 7, situé au-dessous de la sortie de l'expansion latérale droite de l'estomac. Il s'accole à T.1 dans son parcours dorsal pour devenir, comme lui, ventral dans l'intestin où il se confond avec la paroi intestinale sans avoir pris part à la formation du typhlosole enroulé.

L'étude des courants ciliaires de l'estomac ne nous a pas permis d'observer des mouvements apparents au niveau des aires de tri. Par contre, les transports sont excessivement rapides au niveau des typhlosoles T.1, T.2 et T.3, les particules s'accumulant dans le fond de l'estomac.

Les courants ciliaires bien que moins rapides existent au niveau du typhlosole enroulé de l'intestin.

4. Débouchés des glandes digestives par rapport aux typhlosoles (fig. 3)

La glande digestive 1 présente trois orifices dans la poche gauche de l'estomac dont un correspond à l'ouverture du caecum gauche. Le quatrième orifice s'ouvre à droite, latéralement entre T.1 et T.2.

Les glandes digestives 2, 3, 4, 5 et 6 s'ouvrent chacune ventralement par un seul orifice à gauche du typhlosole T.1.

La glande digestive 7 présente des orifices discernables en position latérale droite entre T.1 et T.2. Il y en a au moins six au voisinage de la glande digestive 3. Un seul au voisinage de la glande 4 et au moins douze dans l'expansion latérale droite de l'estomac. Cette glande s'ouvre également dorsalement par des orifices plus infimes dont cinq repérés sont à la limite de l'observation.

DISCUSSION :

.Anatomie

Les courants ciliaires responsables du cheminement des particules alimentaires vers la bouche sont conformes aux observations de Lazier (1924) et Morton (1970). Ces auteurs signalent deux paires de palpes très réduits, les palpes dorsaux étant les plus petits. Chez les spécimens étudiés à Brest, nous n'avons discerné qu'une seule paire de palpes mais la structure bilobée de ces derniers peut expliquer l'interprétation ci-dessus.

Dans le caecum gauche, nous n'avons pas réussi à observer les ouvertures des diverticules digestifs antérieurs. Morton (1970) en signale sept. Dans l'estomac antérieur "la poche gauche" ainsi dénommée par Purchon (1960) correspond à "la poche latérale" de Lazier (1924). Dans l'estomac postérieur, ce que Lazier (1924) appelle "lumière du foie postérieur" et que Purchon (1960) interprète comme étant "le caecum droit", a été dénommé expansion latérale droite de l'estomac postérieur. En effet, cette région semble bien une partie intégrante de l'estomac puisque les deux glandes digestives 6 et 7 y débouchent. Les ouvertures des diverticules digestifs observées dans cette région par Morton (1970) sont au nombre de huit alors que nous en avons distingué au minimum treize.

La longueur de l'appendice peut être deux fois plus grande que celle de l'estomac. C'est contre les replis de son typhlosole doublement enroulé que s'accumulent les copeaux de bois. La surface d'absorption potentielle qu'il représente et son irrigation sanguine permettent de penser comme l'a suggéré Lazier (1924) que cet appendice est le site de la digestion

du bois. La découverte de cellules de l'appendice à microvillosités par Bazylinsky et Rosenberg (1983) semble confirmer cette hypothèse. L'existence de ce type cellulaire n'implique pas une digestion directe de la cellulose, mais l'absorption des sucres provenant de sa dégradation. Cette dépolymérisation de la cellulose chez *T. navalis* est d'origine bactérienne comme l'ont démontré Martinez et Trique (1986).

La glande digestive 1 ou "foie antérieur" de Lazier (1924) communique avec l'estomac par ou moins quatre orifices. Lazier (1924) avait démontré "plusieurs" orifices dans la paroi droite de l'estomac et un dans la paroi antérieure de la poche gauche. Morton (1970) en a dessiné quatre dans sa figure 7.

Les orifices des glandes digestives 2, 3, 4 et 5 ont été observés par Lazier (1924) mais les glandes 4 et 5 sont confondues par lui en une seule glande. Morton (1970) distingue bien à ce niveau quatre orifices qu'il désigne comme les débouchés des "caeca latéraux", mais cet auteur ne précise pas s'ils sont au nombre de quatre et s'il faut inclure parmi eux non seulement les glandes 2 à 5, mais aussi la glande 7. Quant aux glandes 6 et 7, elles forment ce que Lazier (1924) a appelé le "foie postérieur". Pour cet auteur, le débouché unique de ces glandes dans l'estomac est celui que nous avons rapporté à la glande 6. Potts (1923) et Lazier (1924) ont montré que les diverticules de ce "foie postérieur" pouvaient être divisés en deux régions anatomiquement distinctes : une partie excrétrice et une autre spécialisée dans la digestion du bois. Mais ils pensaient que seul le "foie postérieur" était divisé histologiquement en ces deux parties. Récemment, Morton (1970) a montré que les "caeca droit et gauche" possèdent aussi les deux types de diverticules alors que les diverticules de la poche gauche sont exclusivement excréteurs et que les "caeca latéraux" sont du type digestif. Nos observations en cours portant sur la couleur et sur la structure histologique de ces glandes semblent confirmer cette interprétation.

Le typhlosole T.1 est le typhlosole gastrointestinal décrit par Lazier (1924) et appelé typhlosole majeur par Purchon (1960) et Morton (1970). Son sillon d'évacuation est la "gouttière intestinale". T.1 se termine à l'ouverture du caecum gauche et ne semble présenter aucun rapport avec le sac du stylet, alors que selon Morton (1970), il contribuerait à former la gouttière du sac du stylet. Sur son parcours, nous n'avons pas observé de prolongements de ce typhlosole dans les conduits des diverticules digestifs. Lazier (1924) a décrit T.2 sous le nom de "typhlosole gastrique". Mais il n'a observé que la boucle terminale décrite par T.3. Morton (1970) décrit T.2 et T.3 dans leur intégralité sous les appellations de R.1 et R.2. D'après cet auteur, seul R.2 serait parcouru par des courants ciliaires postéroantérieurs et ramènerait les particules alimentaires vers l'avant. Le typhlosole T.4 est signalé pour la première fois.

Si Lazier (1924) a compris en partie la formation du typhlosole de l'appendice à partir de l'invagination ciliée droite du fond de l'estomac, il n'en est pas de même de Morton (1970) qui le fait dériver du plafond de l'intestin moyen. Par ailleurs, il place les crêtes ciliées ("conical projections") dans l'ouverture de l'appendice alors qu'elles se trouvent bien au-dessus. Cet orifice qui est très étroit, est entièrement occupé par les deux invaginations ciliées qui y pénètrent.

Dans l'estomac, Morton (1970) a désigné les aires de tri d'après la terminologie de Purchon (1960). La représentation qu'il en donne n'est pas suffisamment explicite. En effet, parmi les quatre qu'il indique nous n'avons pu en observer que deux dans l'estomac antérieur

et une dans le fond de l'estomac. Cette dernière correspondrait à l'aire SA.3 de Purchon (1960).

.Fonctionnement

Les observations réalisées suggèrent plusieurs remarques sur le fonctionnement de l'appareil digestif de *T. navalis*.

Il faut d'abord noter l'existence de branchies antérieures séparées de la branchie postérieure et l'atrophie des palpes labiaux. Ces caractères sont probablement en relation avec le mode de nutrition de ce mollusque.

Les courants ciliaires, élaborés au niveau de la cavité palléale et des quatre typhlosoles de l'estomac, pourraient permettre une plus grande efficacité dans le transit des particules alimentaires. Le typhlosole T.1 transporterait les fragments de bois vers les glandes digestives 1 à 6 spécialisées dans leur digestion. T.2 paraît les emporter vers l'appendice par l'intermédiaire des crêtes ciliées et de l'une des deux invaginations ciliées, l'autre pouvant servir pour leur expulsion vers l'intestin. Si T.3 est capable de ramener les particules alimentaires vers le capuchon dorsal, l'appendice fonctionnerait soit comme un organe de digestion, soit comme un organe de stockage temporaire.

A ces drainages de particules s'ajoute la sélection opérée par les aires de tri. Celle située sur le plafond de la poche gauche semble pallier par son importance au brassage insuffisant d'un stylet cristallin de petite taille.

Enfin, il ne faut pas négliger le rôle dans la digestion du typhlosole enroulé de l'intestin. Il pourrait dégrader directement les particules de faible calibre amenées par T.1 bien que des copeaux de bois y aient été observés.

Bien des questions sur le transport des particules alimentaires dans le tractus digestif de *T. navalis* demeurent. La connaissance précise de ses composantes anatomiques est l'une des conditions pour en comprendre le fonctionnement. Les résultats de l'histoenzymologie et de l'étude ultrastructurale actuellement en cours permettront, par ailleurs, de comprendre le mode de dégradation de ces particules.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAZYLINSKI, D.A., et ROSENBERG, F.A., 1983. Occurence of a Brush Border in the caecum (appendix) of several *Teredo* and *Bankia* species. The Veliger, 25(3) : 251-254.

BEUK, S., 1899. Zur kenntniss des Baues der Niere und der Morphologie von *Teredo* L. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien., 11 : 269-288, pls 1-3.

DESHAYES, G.P., 1848. Histoire naturelle des mollusques. In Exploration scientifique de l'Algérie, Zoologie, 1 : 35-76, pls 5-9.

LAZIER, E.L., 1924. Morphology of the digestive tract of *Teredo navalis*. Univ. Calif. Publ. Zool. 22 : 455-474.

MARTINEZ, J.C., et TRIQUE, B., 1986. Relations entre les microflores bactériennes et la cellulolyse dans l'appareil digestif et l'environnement de *Teredo navalis* L. (Teredinidae, Bivalvia). GERBAM. 2ème Colloque International de Bactériologie marine CNRS Brest, 1984. IFREMER, Actes de Colloques, 3 : 435-443.

MORTON, B., 1970. The functional anatomy of the organs of feeding and digestion of *Teredo navalis* Linnaeus and *Lyrodus pedicellatus* (Quatrefages). Proc. Malacol. Soc. Lond., 39 : 151-167.

POTTS, F.A., 1923. The structure and function of the liver of *Teredo*, the shipworm. Proc. Camb. Philo. Soc. Biol. Sci., 1 : 1-17.

PURCHON, R.D., 1960. The stomach in the Eulamellibranchia ; stomach type IV and V. Proc. Zool. Soc. Lond., 135 : 431-489.

QUATREFAGES, A. de, 1849. Mémoire sur le genre Taret (*Teredo* Lin.). Ann. Sci. Nat. Zool., Paris, série 3, 11 : 17-73, pls 1-2.

SELLUS, G., 1733. Historia Naturalis seu Xylophagi marini tubulo-conchoidis speciatum Belgici. Trajecti ad Rhenum. H. Besseling : 353, pls 1-2.

SIGERFOOS, C.P., 1908. Natural history, organisation, and late development of the Teredinidae, or shipworms. Bull. Bur. Fish., 37 : 191-231, pls 7-21.

HALIOTIS, 16 (1987) : 209 - 220

INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU SUR LA NUTRITION DES LARVES DE BIVALVES EN BAIE DE ST BRIEUC

par

Michel SALAÜN

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences - 29287 BREST CEDEX (FRANCE)

ABSTRACT : EFFECTS ON ENVIRONMENTAL PARAMETERS ON THE NUTRITION OF BIVALVE LARVE IN THE BAY OF ST BRIEUC.

The samples of planktonic larvae collected during July 1985 in the Bay of St Brieuc allowed us to study the feeding behaviour of bivalve larvae in the natural field.

Epifluorescence microscopy has been used for detecting ingestion and digestion of unicellular algae. The larvae were collected at several depths at two hours intervals during a 24 hour-period at the same station (anchorage). Sampling was repeated three times under different meteorological conditions.

In natural environmental conditions, the digestion of unicellular algae is not continuous. The main difference between hydrological characteristic of environment observed in the three stations concerns the vertical thermic stratification. Under a stratified situation, the frequency of starved larvae just bellow the surface is higher in day time. While, under unstratified situation this frequency is homogenous in all the water column at any light intensity. Moreover, turbulence of water promotes the alimentation of larvae.

Key-words : Bivalve larvae - Planktotrophy - Epifluorescence.

RESUME :

La campagne de juillet 1985 en baie de St Brieuc (Programme National de Déterminisme du Recrutement de la Coquille St Jacques) a permis d'analyser le comportement alimentaire des larves de Bivalves.

L'ingestion et la digestion des algues unicelluiaires par les larves ont été observées au microscope à épifluorescence. Les larves ont été prélevées à différentes profondeurs, toutes les deux heures durant un cycle de 24 heures, en point fixe. Cette expérience a été renouvelée trois fois par des conditions météorologiques différentes.

Dans le milieu naturel, l'ingestion des algues n'est pas un phénomène continu. La principale différence entre les caractéristiques du milieu concerne la stratification thermique sur la verticale. En période stratifiée, la fréquence des larves qui ne s'alimentent pas est plus élevée en surface durant la période diurne. Par contre, lorsque la masse d'eau est déstratifiée, la nutrition est homogène sur la verticale de jour comme de nuit. De plus, l'alimentation est favorisée par la turbulence du milieu.

Mots-clés : Larves de Bivalves - Planctotrophie - Epifluorescence.

INTRODUCTION

Si de nombreux auteurs ont abordé la nutrition des larves de Bivalves au laboratoire (Davis et Guillard, 1958 ; Loosanoff et Davis, 1963 ; Walne, 1963 ; Bayne, 1965 ; Le Roux, 1975 ; Lucas, 1982 ; Rangel, 1983 ; Aldana Aranda, 1984 ; Chrétiennot-Dinet et al., 1986), les données relatives à l'alimentation des véligères dans le milieu naturel sont plus rares (Bayne, 1976 ; Vance, 1973a ; His et al., 1985, 1986 ; Lucas, 1986).

L'évaluation de l'impact de la nutrition sur la variabilité de survie des cohortes larvaires s'inscrit dans le cadre du Programme National sur le Déterminisme du Recrutement

de la Coquille St Jacques (Boucher, 1985). Ainsi, des expériences préliminaires en baie de St Brieuc ont montré (Paulet, 1984, non publié) que la nutrition des larves de Bivalves était discontinue et que la fréquence des larves alimentées était très variable sur un cycle de 24 heures. Pour préciser ces observations, des prélèvements de larves ont été effectués durant le mois de juillet 1985 dans le but d'analyser au microscope à épifluorescence l'ingestion et la digestion des algues par les larves. En effet, les pigments chlorophylliens, excités par un rayonnement U.V., ont la particularité d'émettre une fluorescence rouge plus ou moins intense suivant leur état de dégradation. Cette méthode permet donc d'évaluer la proportion de larves contenant de la nourriture et l'état de digestion de celle-ci. Ces données ont été reliées à la quantité de phytoplancton, la turbulence du milieu, la profondeur d'eau et l'intensité lumineuse.

MATERIEL ET METHODES

Dans la présente étude, les caractéristiques hydrologiques du milieu (salinité, biomasse phytoplanctonique estimée par mesure de la fluorescence, coefficient d'extinction et profondeur d'eau) ont été mesurées à l'aide d'une sonde multiparamétrique d'après la méthode de Boucher et al. (1987). Pour caractériser la turbulence du milieu, on utilise l'indice de stratification thermique dérivé de l'indice de Simpson (Prieur, com. pers.) : c'est l'énergie potentielle par unité de volume (joules/m^3) nécessaire pour homogénéiser la colonne d'eau sur la verticale. Le milieu est d'autant plus homogène que cet indice est proche de 0.

Les stations de référence ont été déterminées à la suite d'une série de prelèvements horizontaux effectués en continu dans la baie deux jours au maximum avant l'expérience. L'abondance larvaire a été le critère retenu pour le choix de ces stations. Celles-ci sont indiquées sur la figure 1.

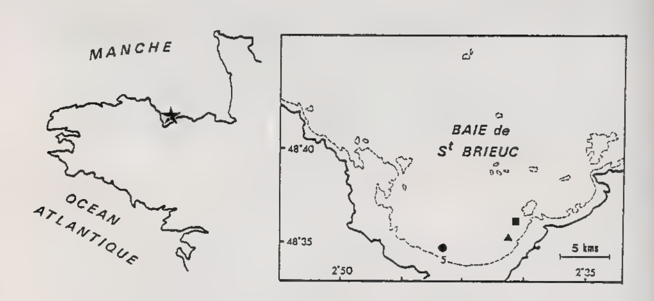


Fig. 1 : Position des stations de référence.
■ : Station 11 - 12 et 13/07/1985.
▲ : Station 34 - 19 et 20/07/1985.
● : Station 59 - 26 et 27/07/1985.

Les larves ont été collectées à l'aide d'une pompe à membrane d'un débit de 12 l/mn. Toutes les deux heures et durant un cycle de 24 heures, les prélèvements ont été réalisés en point fixe, à plusieurs profondeurs. Le premier a toujours été effectué à un mètre au-dessus du fond, puis les suivants par intervalle de deux ou trois mètres jusqu'à la surface : chaque échantillonnage a duré deux minutes. Trois stations ont ainsi été explorées.

Les larves récupérées sur un tamis de 35 µm de vide de maille ont été fixées dans du formol dilué à 5 % dans l'eau de mer. Les échantillons ont été congelés aussitôt à -20°C pour l'observation ultérieure au microscope à épifluorescence.

Les larves analysées ont été réparties en quatre classes de taille :

cl. 1 : ≤ 100 µm,

cl. 2 :]100, 150 µm],

cl. 3 :]150, 200 µm],

cl. 4 : > 200 µm.

Les différentes catégories taxonomiques ont été établies d'après la forme de la coquille et dans certains cas la morphologie de la charnière (Rees, 1950 ; Chanley & Andrews, 1971 ; Le Pennec, 1980). Ainsi trois catégories ont été établies :

T1 : Vénéridae + Cardiidae,

T2 : Mytilidae,

T3 : Autres taxons + exemplaires non déterminés.

Les quatre "stades de nutrition", définis par Babinchak et Ukeles (1979) et précisés par Lucas et Rangel (1981), ont été utilisés dans la présente étude :

St. I : fluorescence rouge de chloroplastes entiers.

St. II : fluorescence rouge de chloroplastes entiers et masse rose diffuse.

St. III : fluorescence diffuse rose à orange.

St. IV : pas de fluorescence rouge ou orange.

En regroupant certains de ces stades, deux indices ont été établis :

$$\text{Indice d'alimentation } (I_A) = \frac{\text{nombre de larves aux stades I ou II}}{\text{nombre de larves observées}}$$

$$\text{Indice de jeûne } (I_J) = \frac{\text{nombre de larves au stade IV}}{\text{nombre de larves observées}}$$

Pour comparer le comportement alimentaire des larves prélevées aux différentes profondeurs, l'indice de jeûne a été utilisé en distinguant deux couches d'eau. La "couche de surface" comprend les échantillons prélevés à une profondeur inférieure ou égale à quatre mètres. La "couche de fond" intègre tous les échantillons des profondeurs supérieures ou égales à neuf mètres, ou simplement le dernier mètre au-dessus du fond si celui-ci est inférieur à neuf mètres (les hauteurs d'eau ont varié de sept à seize mètres suivant la marée et la position des stations).

Dans chaque station (toutes profondeurs confondues), le régime trophique des véligères en fonction de leur taille a été étudié grâce à l'indice d'alimentation.

Le test non paramétrique de Wilcoxon (Wilcoxon signed-rank test) a été utilisé pour l'étude statistique des résultats.

RESULTATS

Parmi les larves observées, les Mytilidés sont toujours présents mais c'est l'ensemble Vénéridae + Cardiidae qui prédomine. Dans le groupe T3, les exemplaires non déterminés (généralement trop jeunes) sont les plus nombreux, les autres taxons représentés correspondent notamment aux Pectinidae et aux Anomiidae. Aucun Ostreidae n'a été observé.

La proportion des trois catégories établies varie peu au cours d'un cycle de 24 h (fig. 2a). L'analyse qualitative de la nutrition a montré que l'alimentation des larves dans la classe de taille la plus représentée (cl.2) évolue de la même façon pour ces différentes catégories (fig. 2b). De ce fait, dans les trois stations étudiées, toutes les larves ont été regroupées à l'intérieur de chaque classe de taille.

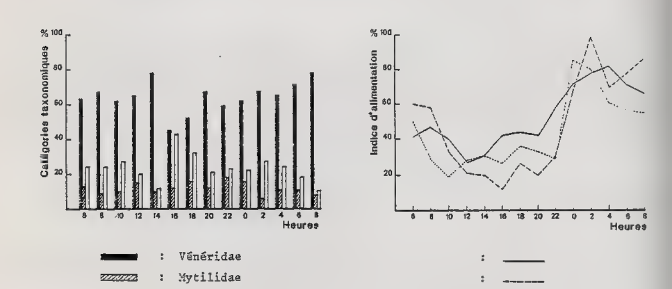


Fig. 2a : Distribution des trois catégories taxonomiques de larves au cours d'un cycle de 24 h (station 59 - classe 2).

Fig. 2b : Evolution de l'indice d'alimentation pour les trois catégories taxonomiques (station 59 - classe 2).

- Relation entre la taille des larves et l'indice d'alimentation :

La figure 3 permet de comparer l'indice d'alimentation pour les classes de taille 2, 3 et 4. La classe 1 n'a pas été représentée, en raison du trop faible nombre de larves analysées dans celle-ci.

Les différences entre classes de taille sont significatives au seuil de 5 % dans les stations 11 et 34. Pour ces deux stations et partiellement pour la station 59, l'indice d'alimentation augmente parallèlement avec la taille des larves. Par contre, à cette dernière station, après 22 heures, l'indice est aussi élevé (60 à 80 %) chez les larves dont la taille est comprise entre 100 et 150 µm que chez les grandes (> 200 µm).

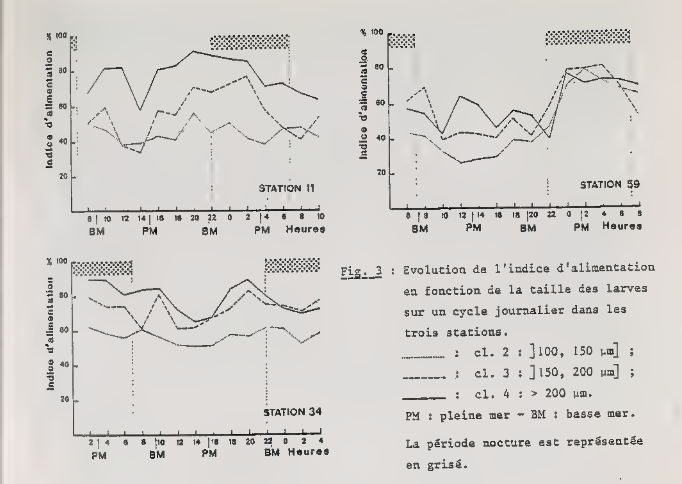


Fig. 3 : Evolution de l'indice d'alimentation en fonction de la taille des larves sur un cycle journalier dans les trois stations.
.... : cl. 2 :]100, 150 µm] ;
------- : cl. 3 :]150, 200 µm] ;
——— : cl. 4 : > 200 µm.
PM : pleine mer - BM : basse mer.
La période nocture est représentée en grisé.

- Relation entre la stratification du milieu et l'indice d'alimentation :

La principale différence entre les caractéristiques du milieu, observées dans les trois stations, concerne la stratification thermique sur la verticale (Prieur, com. pers.).

A la station 11, la masse d'eau est stratifiée tout au long du cycle de 24 heures. Les écarts de température entre le fond et la surface varient entre 1 et 2°C (fig. 4). Par opposition, la station 34 est toujours homogène ; le gradient maximal de température entre le fond et la surface est de 0,25°C. Enfin, à la station 59, une période d'homogénéisation verticale de la température succède à partir de 22 heures environ, à une situation stratifiée. Elle est probablement liée à l'apparition d'un coup de vent de 20 à 30 noeuds de secteur N-W. Dans la station 59, on observe une augmentation de l'indice d'alimentation pour toutes les classes de taille lorsqu'il y a déstratification du milieu (fig. 3). Par contre, quand on compare les stations 11 (stratifiée) et 34 (déstratifiée), la différence de l'indice d'alimentation n'est significative que pour les classes de taille 2 et 3 et non pour la classe 4.

Ainsi, pour la classe 2, une nette relation entre l'indice d'alimentation et la stratification de la masse d'eau est mise en évidence, toutes stations confondues (fig. 5). A la station 11, la stratification de la masse d'eau est permanente et effectivement, le pourcentage de larves alimentées présente peu de variations et reste la plupart du temps

ΔT(°c)
STATION 11
Heures
ΔT(°c)
STATION 34
Heures
ΔT(°c)
STATION 59
Heures
FIG. 4

FIG. 5
Energie potentielle (Joules / m³)
Indice d'alimentation (%)

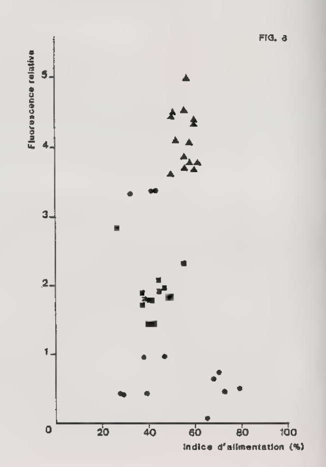
Fig. 4 : Variations de la température entre le fond et la surface aux différentes heures de prélèvements dans les trois stations.

Fig. 5 : Relation entre la stratification du milieu et l'indice d'alimentation chez les larves de la classe 2 (toutes profondeurs confondues) dans les trois stations.

Fig. 6 : Relation entre la quantité moyenne de phytoplancton (fluorescence relative) et l'indice d'alimentation chez les larves de la classe 2 (toutes profondeurs confondues) sur un cycle journalier dans les trois stations.

Dans les Figures 4, 5 et 6, les stations sont caractérisées par différents signes :

■ : Station 11
▲ : Station 34
● : Station 59



inférieur à 50 %. A la station 34, une déstratification, due à l'agitation de la mer, est observée continuellement ; c'est à cette station que l'on observe en moyenne le maximum de larves alimentées. A la station 59 enfin, une alternance entre le mode stratifié et déstratifié entraîne une modification dans la nutrition : le minimum de larves alimentées est observé lors de la stratification de la colonne d'eau et le maximum durant la période déstratifiée, lorsque la température est homogène sur la verticale.

D'après la figure 5, on peut considérer qu'en-dessous du seuil de 0,5 joule/m^3 la turbulence du milieu favorise l'alimentation des larves.

- Relation entre la quantité de phytoplancton et l'indice d'alimentation (toutes profondeurs confondues)

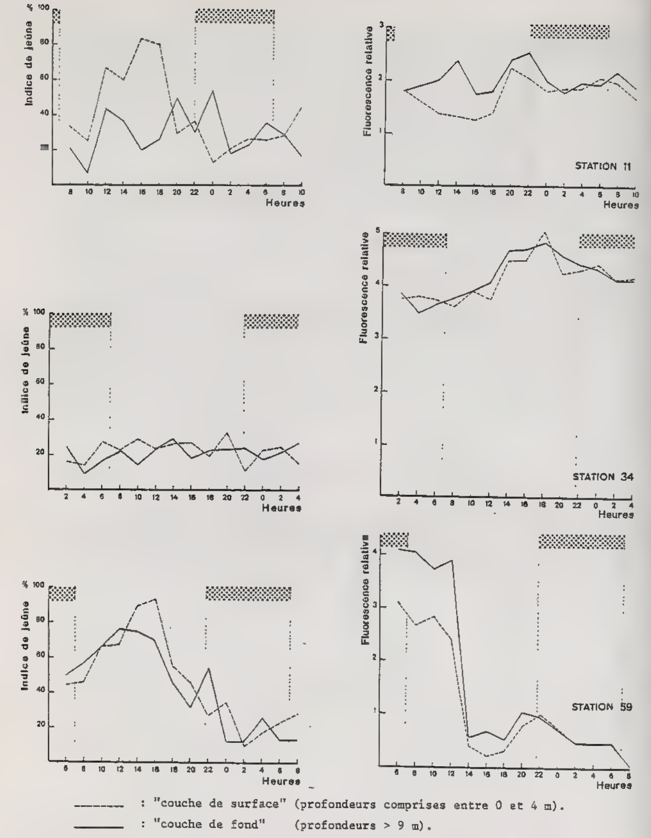
Comme l'indice d'alimentation augmente en fonction de la taille des larves, et que, par ailleurs, les individus de la classe 2 sont les plus nombreux, les variations de l'indice d'alimentation, en fonction de la fluorescence relative in situ, n'ont été analysées que pour les larves appartenant à la classe 2.

Contrairement aux stations 11 et 34 où la fluorescence du milieu est homogène, à la station 59, la quantité de phytoplancton varie sensiblement durant l'expérience (fig. 6). De 6 à 12 heures, celle-ci est relativement élevée, mais le pourcentage de larves reste inférieur à 45 %. Après 12 heures et jusqu'en fin de cycle, la fluorescence relative a nettement diminué et pourant le maximum de larves alimentées est observé entre 0 et 6 heures où 60 à 80 % des larves analysées présentent dans leur tractus digestif des algues qui ne sont pas encore digérées.

- L'indice de jeûne en relation avec l'intensité lumineuse et la quantité de phytoplancton, en fonction de la profondeur

En profondeur, aux stations 11 et 34, l'indice de jeûne varie indépendamment de l'heure (fig. 7), tandis qu'à la station 59, on observe une tendance à un rythme circadien marqué par un maximum de véligères à jeun en période diurne. En surface, aux stations 59 et 11, le même cycle circadien est observé avec le maximum de larves à jeun vers 16 heures. Par contre, à la station 34, en surface comme en profondeur, il n'y a pas de cycle.

En période diurne, les variations de la quantité de phytoplancton entre la surface et le fond sont plus marquées lorsque la colonne d'eau est stratifiée (le phytoplancton étant moins abondant en surface). Après le coucher du soleil, la distribution du phytoplancton s'homogénéise sur la verticale ; cela d'autant plus que la turbulence du milieu est forte (fig. 8).



------- : "couche de surface" (profondeurs comprises entre 0 et 4 m).

——— : "couche de fond" (profondeurs > 9 m).

Fig. 7 : Relation entre la profondeur et l'indice de jeûne chez les larves de la classe 2 sur un cycle journalier dans les trois stations.

Fig. 8 : Variation de la quantité de phytoplancton (fluorescence relative) en surface et au fond sur un cycle journalier dans les trois stations.

DISCUSSION

La distribution de phytoplancton sur la verticale est liée à l'intensité lumineuse et à l'agitation de la masse d'eau. Ce dernier facteur favorise l'alimentation des larves même lorsque la biomasse phytoplanctonique est faible. En effet, a la station 59, après 14 heures et jusqu'en fin de cycle, la quantité de phytoplancton reste relativement faible sur toute la colonne d'eau et pourtant l'indice de jeûne diminue nettement après 16 heures pour atteindre son minimum vers 2 heures.

Cependant, il faut souligner que ce n'est pas la quantité de phytoplancton assimilable par les larves qui a été mesurée mais l'ensemble des algues planctoniques unicellulaires et filamenteuses présentes. Il est possible que la biomasse algale susceptible d'être ingérée par les larves évolue indépendamment des variations de la fluorescence in situ au cours de l'expérience.

Chez les larves de bivalves, le temps de digestion peut différer considérablement d'une espèce algale à l'autre (Babinchak et Ukeles, 1979) ; et dans le milieu naturel la diversité algale est très élevée (contrairement aux écloseries). De ce fait, la présence d'algues dans le tractus digestif n'est pas une mesure évidente de la nutrition larvaire in situ. Aussi, l'indice d'alimentation peut rester élevé plusieurs heures après l'observation d'un pic d'abondance de phytoplancton dans le milieu.

L'indice d'alimentation est plus faible chez les jeunes larves bien que celles-ci peuvent ingérer des algues relativement grandes (15 µm) pour leur taille. En effet, le vélum, organe locomoteur et capteur de nourriture chez les larves de bivalves aura une capacité de rétention des particules en suspension d'autant plus efficace qu'il sera développé (Cragg, 1980). Mais durant les premiers jours de leur vie planctonique, les jeunes véligères peuvent compenser un éventuel déficit alimentaire par l'utilisation de leurs réserves vitellines. La durée de cette phase mixotrophe (Lucas, 1986) est variable selon l'espèce de bivalve considérée ; très brève chez *Crassostrea gigas*, les jeunes larves seront donc dépendantes très rapidement du milieu extérieur (His, com. pers.). Ainsi, His et Robert (1985), His et al. (1986) ont constaté qu'à la suite d'une raréfaction du nannoplancton dans le bassin d'Arcachon probablement induite par un polluant, le T.B.T., les larves de *Crassostrea gigas* ne trouvant pas de nourriture disponible disparaissaient en quelques jours. Cependant, chez *Mytilus edulis* (Bayne, 1965), *Ostrea edulis* (Millar et Scott, 1967) et *Pecten maximus* (Salaün, 1985, non publié), les véligères reprennent une croissance normale une fois nourries, après avoir supporté un jeûne d'environ une semaine. Chez les larves planctotrophiques, il est probable, comme l'observe Vance (1973b), que la rareté de la nourriture dans le milieu entraîne un prolongement de la vie planctonique et donc une vulnérabilité plus marquée aux prédateurs.

L'action conjuguée de la turbulence et l'intensité lumineuse peuvent expliquer les différences observées dans l'alimentation des larves en fonction de la profondeur. On a vu d'une part que l'homogénéisation verticale de la masse d'eau entraînait une augmentation de la quantité de larves alimentées. Ceci explique l'absence de variations en fonction de l'heure et de la profondeur dans les situations à structure thermique homogène (la station 34 et la station 59 à partir de 22 heures). D'autre part, en situation toujours stratifiée (station 11), les larves se nourrissent régulièrement en profondeur, tandis qu'en surface, pendant la journée, on observe une élévation de l'indice de jeûne, puis une nette diminution après le coucher du soleil. Ce phénomène pourrait s'expliquer par une raréfaction de la biomasse phy-

toplanctonique assimilable par les larves dans la couche de surface ou une inhibition de l'alimentation sous l'effet d'une forte intensité lumineuse à ce niveau. Cette hypothèse s'applique également aux variations observées dans les premiers mètres à la station 59.

Carriker (1981) a conclu que la nage chez les larves de Bivalves était stimulée par la turbulence du milieu. D'après nos résultats, on peut ajouter que la turbulence favorise également l'alimentation.

CONCLUSION

Les résultats obtenus au cours des trois expériences réalisées confirment la discontinuité de la nutrition chez les larves de bivalves en baie de St Brieuc. Mais, nous n'avons pu mettre en évidence de relation nette entre les variations de l'indice d'alimentation et la quantité de phytoplancton simultanée. Cependant, cet indice augmente proportionnellement avec la taille des larves. Les indices de jeûne plus élevés dans les échantillons de surface, en période diurne, suggèrent un rôle inhibiteur de la lumière sur l'alimentation lorsque la masse d'eau est stratifiée. Par contre, la turbulence du milieu, quelle que soit l'intensité lumineuse, favorise la prise de nourriture.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Louis PRIEUR (L.P.C.M. de Villfranche/Mer) et Didier LE HAY qui m'ont communiqué les résultats concernant les paramètres hydrobiologiques du milieu, Jean BOUCHER (IFREMER) qui m'a conseillé et permis de réaliser ce travail, Albert LUCAS qui a corrigé ce manuscrit et Patrick DANEL (IFREMER) pour son aide technique lors des prélèvements.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALDANA ARANDA, D., 1984. Croissance et composition chimique élémentaire de larves de *Mytilus edulis* en relation avec la nourriture fournie. J. Rech. Oceanogr., 9(4) : 153-155.

BABINCHAK, J., & UKELES, R., 1979. Epifluorescence microscopy, a technique for the study of feeding in *Crassostrea virginica* veliger larvae. Mar. Biol., 51 : 69-76.

BAYNE, B.L., 1965. Growth and delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). Ophelia, 2 : 1-47.

BAYNE, B.L., 1976. Marine mussels : their ecology and physiology. Cambridge University Press : 506 p.

BOUCHER, J., 1985. Caractéristiques dynamiques du cycle vital de la Coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) : hypothèses sur les stades critiques pour le recrutement. Cons. Int. Expl. Mer, C.M. 1985/K 23.

BOUCHER, J., IBANEZ, F., & PRIEUR, L., 1987. Daily and seasonal variations in the spatial distribution of zooplancton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea Front. J. Mar. Rech. (in press).

CARRIKER, M.R., 1961. Interrelation of functional morphology, behaviour and autoecology in early stages of bivalve *Mercenaria mercenaria*. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society, 77 : 168-241.

CHANLEY, P.E., & ANDREWS, J.D., 1971. Aids for identification of Bivalve of Virginica. Malacologia, 11, n° 1 : 45-119.

CRAGG, S.M., 1980. Swimming behaviour of the larvae of *Pecten maximus* (L.) (Bivalvia). J. Mar. Biol. Ass. U.K., 60 : 551-564.

CHRETIENNOT-DINET, M.J., ROBERT, R., & HIS, E., 1986. Utilisation des "algues fourrage" en aquaculture. Année biologique, 25(2), sous presse.

DAVIS, H.C., & GUILLARD, R.R., 1958. Relative value of ten genera of microorganisms as food for oysters and clam larvae. Fish. Bull. Natl. Mar. Fish. Serv. U.S., 136 : 293-304.

HIS, E., & ROBERT, R., 1985. Développement des véligères de *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon. Etudes sur les mortalités larvaires. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 47(1 et 2) : 63-68.

HIS, E., ROBERT, R., & CHRETIENNOT-DINET, M.J., 1985. Nouvelle méthode pour étudier la nutrition de jeunes larves de *Crassostrea gigas* (Thunberg) en milieu naturel. Premières données expérimentales. C.R. Acad. Sc. Paris, t. 300, Ser. III, 8 : 318-321.

HIS, E., & ROBERT, R., 1986. Croissance des larves de *Crassostrea gigas* et de *Mytilus galloprovincialis* en présence d'algues monocellulaires notées du tractus digestif des véligères du milieu naturel : *Nannochlorus atomus*, *Stichococcus bacillaris*, *Chlamydomonas bullosa* et *Tetraselmis tetrathele*. Haliotis (sous presse).

HIS, E., MAURER, D., & ROBERT, R., 1986. Observations complémentaires sur les causes possibles des anomalies de la reproduction de *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 48(1 et 2) : 45-54.

LE PENNEC, M., 1980. The larval and postlarval hinge of some families of Bivalve molluscs. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 60, n° 3 : 601-617.

LOOSANOFF, V.L., 1954. New advances in the study of bivalve larvae. American Scientist, 42 : 607-624.

LOOSANOFF, V.L., & DAVIS, H.C., 1963. Rearing of Bivalve larvae. Advances in Mar. Biol., 1 : 1-136.

LUCAS, A., 1982. La nutrition des larves de Bivalves. Oceanis, 8(5) : 363-388.

LUCAS, A., 1986. Passage de l'endotrophie à l'exotrophie chez les larves de *Mytilus edulis*. Oceanologica Acta, vol. 9, n° 1 : 97-103.

LUCAS, A., 1986. Feeding and digestion in Bivalve larvae. Unitas Malacologica. Edinburg.

LUCAS, A., & RANGEL, C., 1981. Vitesses d'ingestion et de digestion du phytoplancton observées au microscope à épifluorescence chez les larves de *Mytilus edulis* (L.) (Bivalvia, Mollusca). Haliotis, 11 : 171-180.

LE ROUX, S., 1975. Valeur comparée de diverses algues monocellulaires pour l'alimentation des larves de *Mytilus edulis* (L.) en élevages expérimentaux. Thèse 3e cycle, Univ. Brest : 103 p.

MILLAR, R.H., & SCOTT, J.M., 1967. The larvae of the oyster *Ostrea edulis* during starvation. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 47 : 475-484.

RANGEL DAVALOS, C., 1983. Contribution to the knowledge of phytoplancton in early larvae of *Mytilus edulis*. J. Moll. Stud. Suppl. 12 A : 154-161.

REES, C.B., 1950. The identification and classification of Lamellibranche larvae. Hull. Bull. Mar. Ecol., 3 : 73-104.

VANCE, R.R., 1973a. On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. American Naturalist, 107 : 339-352.

VANCE, R.R., 1973b. More on reproductive strategies in marine benthic invertebrates. American Naturalist, 107 : 353-361.

WALNE, P.R., 1963. Observations on the food value of seven species of algae on the larvae of *Ostrea edulis*. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 43 : 767-780.

HALIOTIS, 16 (1987) : 221 - 231

APPRECIATION DES QUANTITES DE BIODEPOTS EMIS PAR LES HUITRES EN ELEVAGE SUSPENDU DANS LA BAIE DE HIROSHIMA

par

Catherine MARIOJOULS*, Yutaka KUSUKI**
*(Université des Pêches de Tokyo)-CEREOPA-INA PG ,16 rue C.Bernard 75231 PARIS CEDEX 05
** Hiroshima Pref. Fish. Exp. Station ,Aki-gun, Ondo cho, HIROSHIMA, JAPON

ABSTRACT : ESTIMATION OF THE QUANTITY OF BIODEPOSITS EXPELLED BY THE OYSTERS IN HANGING CULTURE IN HIROSHIMA BAY

The sediments from the decantation of biodeposits and seston were collected in situ under the culture wires during 24 hour experiments ,in two stations : one in the center of a culture raft, the other one out of the culture facilities. The measurements were carried out with two wires lengths, holding 8 or 16 clusters. Some culture wires holding dead oysters were used as blanks.

The quantities of sediments issued from various fractions: suspended matters, biodeposits expelled by the experimental oysters and decanted, biodeposits expelled by the oysters of the other wires and brought in by the current, were estimated using a model. The quantity of sediments issued from the suspended matters decantation represents 31 to 48 % of the total sediments collected under the culture raft, 89 % outside of it. Under the culture raft, the part of the biodeposits brought in by the current increases with the height of the considered water column, i.e. with the influence of the current. It represents 29 to 54 % of the total collected quantity.

The amount of the biodeposits expelled by the experimental oysters under the culture raft is estimated by a model, which takes into account the total area of decantation, the area of the trap aperture, and the ratio between the amounts of the biodeposits directly collected and of those swept off by the current. The amount of biodeposits expelled during the experiments in june was estimated at 200 mg per gram of meat dry weight per 24 hours, and this value is similar to the result obtained in controlled experimental conditions at the same period in a close place by KUSUKI (pers.com.).

Key-words : Biodeposition, Crassostrea gigas, hanging culture, Hiroshima Bay.

RESUME :

Les sédiments issus de la décantation des biodépôts et seston ont été recueillis in situ pendant 24 heures sous des cordes d'élevage situées dans deux stations: l'une au centre d'un radeau d'élevage, l'autre en dehors de la structure d'élevage. Les mesures ont été effectuées pour deux longueurs de cordes d'élevage, portant 8 ou 16 collecteurs. Des cordes d'élevage portant des huîtres mortes ont été utilisées comme témoins.

Les quantités de sédiments issus de la décantation des différentes fractions: matières en suspension, biodépôts produits par les huîtres expérimentales et décantés, biodépôts produits par les huîtres voisines et apportés par le courant, ont été estimées par un modèle. La quantité de sédiments issus de la décantation des matières en suspension représente 31 à 48 % du total des sédiments recueillis sous le radeau d'élevage, 89 % à l'extérieur. En conditions d'élevage, la proportion de biodépots apportés par le courant augmente avec la hauteur d'eau considerée, c'est à dire avec l'influence du courant. Elle représente 29 à 54 % du total recueilli.

La quantité de biodépots émis par les huîtres expérimentales en conditions d'élevage a été estimée par un modèle tenant compte de la surface totale de décantation des biodépots, rapportée à l'ouverture de la trappe expérimentale, et du rapport de la quantité de biodépots recueillis directement à celle des biodépots balayés par le courant. La quantité de biodépots émis durant les expériences du mois de juin est estimée à 200 mg par gramme de masse de chair sèche par 24 heures, résultat analogue à celui obtenu en conditions contrôlées dans un site voisin à la même période par KUSUKI (com.pers.).

Mots-clés : Biodéposition, Crassostrea gigas, culture suspendue, Baie d'Hiroshima.

INTRODUCTION

Au Japon, le déclin de la productivité des zones d'élevage de Crassostrea gigas a été attribué dès 1955 par ITO et IMAI à la biodéposition sous les radeaux ostréicoles.

Dans la Baie de Hiroshima, la multiplication des radeaux d'élevage après la Seconde Guerre Mondiale a eu pour conséquence l'apparition de signes de surexploitation du milieu: baisse de la vitesse de croissance des huîtres en élevage, pollution organique des sols avec anoxie. La biodéposition des huîtres dans cette zone et la détérioration des sols a été étudiée en détail par KUSUKI (1981).

Si la quantification des biodépots émis par les mollusques peut être faite de façon précise par isolement de l'animal dans un dispositif expérimental, le recueil des biodépots in situ présente l'avantage de mesurer l'activité de biodéposition d'animaux effectivement placés dans leur milieu d'élevage. Une technique de ce type a été utilisée par SORNIN et al.(1983) sous les tables ostréicoles de Marennes-Oléron.

La pratique de l'élevage suspendu implique l'utilisation spatiale du milieu par une trés forte densité d'huîtres constituant un obstacle mécanique d'une part, et une source de matières en suspension par l'émission des biodépots d'autre part. Elle est par là-même susceptible de modifier localement les paramètres du milieu, en particulier la vitesse du courant et la charge sestonique dont l'influence sur la quantité de biodépots émis a été démontrée (HAVEN et MORALES-ALAMO, 1966, TENORE et DUNSTAN, 1973; LUND, 1957; TSUCHIYA, 1980).

Nous avons voulu mesurer la différence d'activité de biodéposition qui peut en découler, en comparant la quantité de biodépots recueillis sous des huîtres vivant au centre d'un radeau d'élevage, à celle recueillie sous des huîtres en milieu ouvert. Cette étude nous a amenés également à nous interroger sur les dispositifs expérimentaux applicables pour une étude in situ en élevage suspendu.

MATERIEL ET METHODES

1- Lieu et système expérimental:

Les expériences ont été réalisées au mois de juin dans la partie est de la Baie de Hiroshima, au large de Ondo. Les systèmes d'élevage utilisés sont des radeaux de bambou de 200 m2, auxquels sont suspendues des "cordes d'élevage" constituées de fils de fer supportant des collecteurs (coquilles Saint-Jacques) séparés par des entretoises de 21 cm de long. Chaque unité, ou "ren", mesure 8 à 9 mètres de long.

Ainsi que le montre la figure 1, nous avons constitué des rens expérimentaux plus courts, et testé 2 longueurs:

-Ren long (RL): portant 16 collecteurs, de longueur immergée 3,65 m.

-Ren court (RC): portant 8 collecteurs, de longueur immergée 1,95 m.

Les huîtres utilisées étaient agées de 9 mois . La longueur, le poids total,

la masse de chair, la masse de chair sèche ont été mesurés sur un échantillon prélevé sur 4 collecteurs.

Des rens témoins constitués d'huîtres mortes ont permis de recueillir les sédiments autres que les biodépots des huîtres expérimentales.

Nous avons utilisé 2 stations:

-une intérieure au système d'élevage: INT. Les rens expérimentaux sont placés au milieu d'un radeau d'élevage d'huîtres de mêmes caractéristiques que celles de l'expérience.

-une extérieure à tout élevage: EXT. Les rens expérimentaux sont placés sous un radeau vide.

2-Collecte des biodépots:

Les biodépots ont été recueillis avec une trappe constituée d'un bac de 30 litres en fibres de verre, d'ouverture circulaire, suspendu par 4 cordes sous le ren expérimental (voir figure 1). Après 24 heures la trappe est remontée avec précaution, et toute l'eau contenue est prélevée. Au laboratoire elle est filtrée, d'abord sur papier filtre TOYO ROSI n°2, de pore 5 micromètres, puis sous vide sur membrane WHATMAN GF/C (pore 0,5 micromètres). Les biodépots sont séchés à 100 °C jusqu'à poids constant et pesés trois fois à 0,1 mg près.

Le volume total de l'eau recueillie est mesuré, et la quantité de matières en suspension est déduite pour obtenir la valeur corrigée de la quantité de sédiments totaux.

3-Paramètres hydrobiologiques:

La concentration de matières en suspension est obtenue par moyenne des mesures du poids sec de sédiment contenu dans trois échantillons d'un litre d'eau filtrée à 0,5 micromètre. Ces échantillons sont prélevés après homogénéisation sur le volume d'eau recueillie en continu durant 24 heures, par capillarité, à une profondeur de 2,50 m (Cf figure 2).Ont été également mesurées la température et la vitesse du courant dans chaque station. Pour ce dernier paramètre, la panne d'un des courantomètres rend impossible la comparaison visée.

4-Expériences:

Pour chaque longueur de ren expérimental, une expérience comprend le recueil des sédiments sous 4 rens:

-Station INT--- Huîtres vivantes
--- Huîtres mortes
-Station EXT--- Huîtres vivantes
--- Huîtres mortes

Une série de 5 expériences consécutives a été réalisée simultanément pour les 2 longueurs.

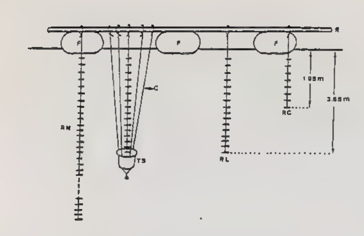


Figure 1: DISPOSITIF EXPERIMENTAL
(R:radeau ; F:flotteur ; RN:ren normal d'élevage ; RL:ren long expérimental ; RC:ren court expérimental ; C:corde ; T:trappe à sédiments)

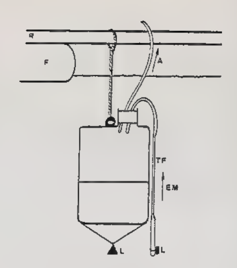


Figure 2: SYSTEME DE COLLECTE DE L'EAU DE MER
(R:radeau ; F:flotteur ; L:lest ; TF:tube fin ; EM:eau de mer ; A:air)

RESULTATS

1-Caractéristiques des huîtres expérimentales:

Mesuré sur 56 animaux, le poids total moyen est 20,09g (s= 9,48 g). Sur 77 animaux, la longueur moyenne est 63,2 mm (s= 13,6 mm), la masse de chair moyenne 4,09 g (s= 2,51g) , et la masse de chair sèche moyenne 0,82 g (s=0,60 g).

A partir de ces données, nous évaluons la masse de chair sèche d'huîtres à 126,86 g pour un ren court, 253,72 g pour un ren long.

2-Paramètres hydrobiologiques:

Les concentrations en matières en suspension diffèrent légèrement d'une station à l'autre, mais une hiérarchie systématique ne peut être établie. La moyenne des valeurs journalières est de 9,72 (s=0,52)mg/l en station extérieure, 9,32(s=0,87)mg/l en station intérieure, ce qui correspond pour cette zone à une valeur élevée imputable au début de la saison des pluies.

Les températures sont pratiquement semblables dans les 2 stations. Les moyennes journalières varient de 16,9 à 17,5 °C sur les 5 jours d'expérience. Les variations nycthémérales n' excèdent pas 1 °C.

3-Biodépots:

Les valeurs obtenues pour les quantités totales de biodépôts sont présentées dans le tableau 1. Nous allons analyser ces données brutes pour obtenir la répartition des fractions issues de différentes origines, puis estimer la quantité émise par les huîtres en élevage.

Tableau 1: QUANTITES TOTALES DE SEDIMENTS RECUEILLIS
(HM:huîtres mortes ; HV: huîtres vivantes ;
EXP:expérience ; RC:ren court ; RL:ren long)

STATION	INTERIEURE				EXTERIEURE			
HUITRES	H.M.		H.V.		H.M.		H.V.	
RENS	R.C.	R.L.	R.C.	R.L.	R.C.	R.L.	R.C.	R.L.
EXP.n°1	7,71	13,85	11,40	17,14	5,40	5,51	5,89	5,85
2	9,42	15,09	11,98	16,56	5,22	5,14	5,92	6,02
3	10,34	13,70	9,52	15,70	5,13	4,57	4,95	4,99
4	7,28	13,28	8,67	14,52	4,54	4,99	5,30	5,66
5	4,30	11,53	9,16	15,12	4,59	4,65	5,17	5,28

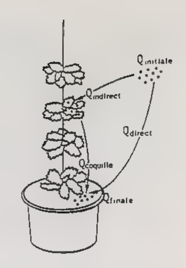


Figure 3: SCHEMATISATION DU MODE DE DEPOT DES SEDIMENTS

-Remarque préliminaire:

Lors de leur chute, les sédiments peuvent être retenus par les coquilles d'huitres jouant un rôle d'obstacle passif. Pour chaque quantité de biodépots recueillie, il faudrait donc distinguer 2 fractions: celle décantée directement, Q direct, et celle décantée après une station sur les coquilles d'huîtres: Q coquille. (Voir figure 3). On peut considérer qu'en régime moyen, la quantité globale de sédiments presents sur les coquilles est constante, correspondant en quelque sorte à une capacité moyenne de rétention de l'obstacle. Dans un intervalle de temps donné, la quantité qui se dépose sur les coquilles: Q indirect, est alors équivalente à celle qui en tombe. La quantité recueillie est: Q finale = Q direct + Q coquille, et celle qui se décante: Q initiale = Q direct + Q indirect

Donc Q finale = Q initiale

Ayant posé cette hypothèse, nous considèrerons par la suite des quantités globales de sédiments recueillis, quel que soit leur mode de dépot.

-Analyse des résultats d'après l'origine des sédiments:

a/ Mode de calcul:

Les sédiments recueillis proviennent de trois origines:

-la décantation des matières en suspension

-le dépôt des féces et pseudo-féces émis par les huîtres du ren expérimental et décantés dans la colonne d'eau considérée

-le dépôt des féces et pseudo-féces émis par les huîtres environnantes et trans portés par le courant.

On emploiera les notations suivantes :

Q (Matières en Suspension) = Q(MS)   ST= Sédiments Totaux

Q (Ren Expérimental) = Q(RE)   HV=Huîtres Vivante

Q (Autres Rens) = Q(AR)   HM=Huîtres Mortes

E=Station Extérieure

I=Station Intérieure.

Suivant la position du ren expérimental considéré, on peut écrire:

(1) Q(ST-HM-E) = Q(MS-E)

(2) Q(ST-HV-E) = Q(MS-E) + Q(RE-E)

(3) Q(ST-HM-I) = Q(MS-I) + Q(AR-I)

(4) Q(ST-HV-I) = Q(MS-I) + Q(AR-I) + Q(RE-I)

La concentration en matières en suspension variant peu d'une station à l'autre, on peut donc considérer que : Q(MS-E) = Q(MS-I) = Q(MS), qui sera estimé par (1). Puis Q(RE-E) sera estimé par (2) - (1), Q(AR-I) par (3) - (1), et Q(RE-I) par (4) - (3).

Nous calculons donc à partir des mesures de quantités totales les fractions correspondant aux différentes origines, résultats schématisés sur la figure 4.

b/ Interprétation:

On remarque que les fractions recueillies issues des matières en suspension et des biodépots du ren expérimental restent pratiquement constantes quelle que soit la longueur du ren, dans la même station. Tout se passe comme si on ne pouvait recueillir les sédiments décantés verticalement que dans une colonne d'eau de hauteur maximale égale à celle du ren court, le reste étant emporté par le courant.

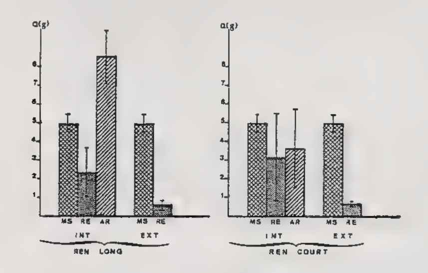


Figure 4: REPARTITION DES SEDIMENTS RECUEILLIS EN FONCTION DE LEUR ORIGINE (en grammes)
(MS:matières en suspension ; RE:ren expérimental ; AR:autres rens ; INT:station intérieure ; EXT:station extérieure ; I:intervalle de confiance de la moyenne à 95%)

La troisième fraction présente en conditions d'élevage (celle issue des autres rens), varie avec la longueur du ren testé, et plus précisément avec la hauteur de la colonne d'eau où s'exerce le courant.

-<u>Estimation de la quantité de sédiments réellement émis par les huîtres en conditions d'élevage</u>:

a/ Mode de calcul:

Nous considérons maintenant les biodépots produits par les huîtres d'un ren en station intérieure. Sur la quantité totale:

-une partie A est décantée dans la colonne d'eau et sera recueillie dans la trappe. Elle correspond à la quantité précedemment calculée comme Q(RE) pour le ren expérimental.

-une partie B est emportée par le courant et se déposera plus loin.

Si l'on se réfère à la définition donnée précedemment pour Q(AR): quantité de biodépots produits par les huîtres environnantes, transportés par le courant et recueillis dans la trappe, on peut dire que Q(AR) correspond à la somme des B issus des rens environnants, pour la fraction recueillie sur une surface correspondant à l'ouverture de la trappe. On peut donc écrire:

$$Q(AR) = (S\ trappe\ /S\ totale)*n*B$$

où n est le nombre de rens, S trappe : la surface de l'ouverture de la trappe, S totale : la surface totale de décantation.

On pose: $a = n * S\ trappe/S\ totale$ d'où $B = Q(AR)/a$

Or la quantité de biodépots émis est: $Q\ (Biodépots) = A + B = Q(RE) + Q(AR)/a$

On calculera cette quantité, et on la rapportera à la masse de chair sèche (MCS).

b/ Calcul de a:

Pour un radeau standard, n = 600. La surface du radeau (21,7 m par 9 m) est 195,48 m2. Mais avec l'effet du courant la surface de décantation est bien supérieure.

KUSUKI (1981) a trouvé que , pour 100 g de biodépots déposés sous le radeau, 126 g sont déposés à l'extérieur. La quantité decantée par unité de surface décroît quand on s'écarte du radeau, mais pour notre calcul nous allons considérer une densité de décantation constante. Alors la surface de décantation extérieure au radeau représente 126 % de la surface du radeau, et S totale = 2,26 * 195,48 =442 m2

L'ouverture de la trappe est circulaire, de diamètre 40 cm. D'où a = 0,17

c/ Interprétation:

Malgré une variabilité importante des résultats (Tab.2), liée au faible nombre d'expériences, on observe que la quantité moyenne de biodépots émis n'est pas significativement différente pour les deux longueurs de rens considérés, et est de l'ordre de 200 mg/g MCS.

On remarque également l'importance de la fraction emportée par le courant, dont l'influence est plus forte sur une plus grande hauteur d'eau.

REN	REN COURT			REN LONG		
QUANTITE	Q	A	B	Q	A	B
EXP.n°1	136,4	21,3	78,7	209,3	6,2	93,8
2	214,4	9,4	90,6	233,3	2,5	97,5
3	264,1	9,3	90,7	218,7	3,6	96,4
4	137,1	8,0	92,0	195,5	2,5	97,5
5	204,9	18,7	81,3	174,6	8,1	91,9
Moyenne	191,4	11,3	86,7	206,3	4,6	95,4
Ecart-type	54,7	5,6	6,2	22,4	2,5	2,5

Tableau 2: QUANTITES ESTIMEES DE BIODEPOTS PRODUITS EN CONDITIONS D'ELEVAGE
(Q: quantité totale, en mg/gMCS.24 h.
A: fraction décantée dans la colonne d'eau, en %
B: Fraction emportée par le courant, en %)

DISCUSSION

1-Quantité de sédiments:

La quantité de biodépots émis par les huîtres en conditions d'élevage a été estimée à environ 200 mg/gMCS Cette valeur est proche de celle obtenue à la même période dans un site voisin, sur des huîtres de même taille , dans un système expérimental permettant d'isoler l'animal dans un plateau alimenté par l'eau du milieu, et de recueillir tous les biodépots émis (KUSUKI, com.pers.). Cette observation nous permet d'étayer la validité des modèles appliqués, fondés sur des hypothèses à vérifier.

Une telle valeur: 200 mg/gMCS au mois de juin, est du même ordre de grandeur que celle obtenue par HAVEN & MORALES-ALAMO (1966) chez *Crassostrea virginica* dans des concentrations sestoniques analogues, mais environ dix fois supérieure à celle observée par BERNARD (1974) chez *C.gigas*.Pour la même espèce, SORNIN et al.(1983) ont mis en évidence une production de biodépôts largement supérieure, mais dans un milieu particulièrement turbide. Considérant une production de biodépôts de 200 mg/gMCS pour des huîtres de MCS moyenne de 0,82 g, la production journalière d'une huître est 0,164 g, et un radeau standard portant 600 rens, 40 collecteurs par ren et 20 huîtres par collecteur, produirait dans les mêmes conditions 78,7 kg par 24 heures.

Le mode de calcul habituellement utilisé dans une étude de biodéposition *in situ* consiste à déduire de la quantité totale recueillie la part due aux matières en suspension, et à s'intéresser à la quantité de biodépots émis. Les particularités de notre système expérimental nous ont amenés à considérer les différentes fractions du total recueilli, et à constater l'importance relative de la part dûe aux matières en suspension, qui représente 31à 48 % du total en conditions d'élevage, et 89 % à l'extérieur. L'envasement des fonds marins en zone ostréicole ne représente donc que l'aggravation par activité humaine d'un phénomène général dans les océans. L'activité biologique des huîtres entraîne de plus un enrichissement en matière organique du substrat, qui peut dépasser la capacité de minéralisation de celui-ci. Il faut remarquer ici l'influence de la technique d'élevage ostréicole sur l'apparition de conditions d'anoxie.

Sous les élevages suspendus, on observe des conditions réductrices dans le sédiment: KUSUKI (1981) mentionne dans la couche d'eau surmontant le substrat de fortes baisses d'oxygène dissous , jusqu'à des taux proches de zéro, et ITO & IMAI (1955) décrivent d'importants dégagements d'hydrogène sulfureux dans des sols d'élevage. En revancne sur la côte atlantique française, dans les zones découvrantes avec un fort hydrodynamisme,où est pratiqué l'élevage en surélevé, on observe des envasements importants et une accumulation périodique de la matière organique, mais avec une bonne minéralisation et sans piégeage durable dans le sédiment (SORNIN et al.1983).

La technique d'élevage en suspension est notoirement la plus performante au niveau de l'utilisation trophique du milieu,mais présente le désavantage de créer une densité d'élevage au mètre carré de sol trés élevée: 270 kg/m2 en fin d'élevage à Hiroshima. contre 18 à 20 kg par métre carré cultivé à Marennes-Oléron.

2-Système expérimental:

Nous nous sommes heurtés dans cette expérimentation à la difficulté d'allier lesconditions d'observation in situ, et l'obtention de données directement interprétables.

Le courant intervient dans le dispositif expérimental à la fois comme un des facteurs testés et comme un biais dans les mesures. Facteur car la moindre vitesse du courant sous un radeau d'élevage entraine un moindre apport de nourriture. Comme on a mis en évidence une croissance plus lente chez des huîtres situées au centre du radeau par rapport à celles de l'extérieur, nous avons souhaité mesurer la différence d'activité nutritionelle en terme de biodéposition.

Mais par ailleurs le courant déplace les biodépots, et nous avons donc été amenés à tenir compte des biodépots émis par les autres rens. Cependant il n'a pas été possible de mesurer directement la quantité totale de biodépots émis par les huîtres du ren expérimental, et donc de mener à bien la comparaison visée.

L'isolement du ren expérimental, par un film plastique ou une toile à plancton, a été envisagé, mais ce dispositif n'a pas été retenu car le but recherché: mesurer l'activité de biodéposition dans des conditions réelles d'élevage, n'aurait pu être atteint.

Il semble donc que ce type d'expérience doive faire appel à un système expérimental plus réduit, constitué par exemple d'une unité (collecteur portant les huîtres) isolé de la biodéposition supérieure par un "toit" formé d'une plaque de plastique au dessus du collecteur, avec recueil des biodépots immediatement sous les huîtres par une trappe vidangée en plongée, afin d'éviter la récolte des biodépots extérieurs. Ce système serait accompagné d'un dispositif de recueil des matières en suspension à la même hauteur.

Ce type de dispositif pourrait également être utilisé dans les étangs méditerranéens, où on observe une détérioration des sols sous les cultures suspendues de coquillages, accompagnée en été de fortes baisses du taux d'oxygène dissous, cas particu-

lier du phénomène des malaygues.

3-Envasement et techniques culturales:

Pour pallier à l'envasement des zones conchylicoles au Japon, différentessolutions technologiques ont été envisagées. Une étude a été réalisée sur l'aspiration des vases par motopompes, puis leur utilisation à terre comme matériau de remblaiement, mais cette technique n'a pas été appliquée à grande échelle, pour des raisons de coût vraisemblablement (MURAKAMI 1977).

Sont appliquées également des techniques d'oxygénation des sols par traction d'engins. Il peut s'agir d'engins spécialisés de type herse, ou d'engins de pêche. On peut citer l'exemple d'une coopérative de pêche du département de Kanagawa où, à la suite de trés fortes mortalités dans les élevages d'huîtres durant l'été trés chaud de 1985, une opération de nettoyage des fonds conchylicoles par dragage de filets à holothuries a été réalisée (ANON.,1986). Enfin KUSUKI (1981) rapporte les essais effectués par labour des sols avec injection d'eau sous pression. Il observe une augmentation du taux d'ammoniaque dissous dans la couche d'eau surmontant le substrat, et conclut à l accélération dé la minéralisation de la matière organique grâce au labour. L'oxygénation des sols en zone non découvrante reste cependant trés difficile, comme le soulignent ITO & IMAI (1955).

Mais la technique la plus couramment utilisée est celle du repos des sols, et on retrouve ici une des solutions proposées par SORNIN (1982), pour faciliter le dévasement dans les bassins ostréicoles atlantiques. Au Japon cette solution est aisément applicable en raison de la mobilité des structures d'élevage. Le cycle d'élevage comprend des déplacements de radeaux: des zones de croissance rapide vers les zones d'engraissement entre zones d engraissement de différentes qualités. Malgré la répartition des sédiments sur une plus grande surface par l'action des courants et les interventions humaines on atteint des degrés de pollution générale des zones entraînant des baisses de croissance, parfois des mortalités. La détérioration des sols par biodéposition reste une des raisons motivant les décisions au sein des gouvernements départementaux et des coopératives de réduire les stocks en élevage.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été conduite lors d'un séjour de deux années au Japon, dans le cadre du programme de bourses post-doctorales accordées par la Japanese Society for Promotion of Science.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANONYME, 1986. Nettoyage des sols des zones ostréicoles. Yooshoku, Mars 1986. (En japonais)

BERNARD, F.R., 1974. Annual biodeposition and gross energy budget of mature pacific oysters, Crassostrea gigas. J. Fish. Res. Board Can., 31 (2) : 185-190.

HAVEN, D.S., et MORALES-ALAMO, R., 1966. Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. Limnol. Oceanog., 11 : 487-498.

ITO, S. et IMAI, T., 1955. Ecology of oyster bed. I- On the decline of productivity due to repeated culture. Tohoku J. Agric. Res., V (4): 251-268.

KUSUKI, Y., 1981. Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds. Bull. Hiroshima Fish. Exp. St., 11 : 1-93.

LUND, E.J., 1957. A quantitative study of clearance of a turbid medium and feeding by the oyster. Public.Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, 4 : 296-312.

MURAKAMI, A., 1977. Organic pollution of bottom mud in the Seto Inland Sea and its removal experiment. Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab., 10 : 53-72.

SORNIN, J.M. 1982. Quelques principes d aménagement pour lutter contre l'envasement des zones conchylicoles. Science et Pêche, 325: 1-6.

SORNIN, J.M., FEUILLET, M., HERAL, M., DESLOUS-PAOLI, J.M., 1983. Effets des biodépôts de l'huître Crassostrea gigas sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. J.Moll.Study, 12A : 195-197.

TENORE, K R., et DUNSTAN, W.M., 1973. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. Mar. Biol., 21 :190-195.

TSUCHIYA, M., 1980. Biodeposit production by the mussel Mytilus edulis on a rocky shore. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 47 : 203-222.

HALIOTIS, 16 (1987) : 233 -245

VARIATIONS SAISONNIERES *IN SITU* DE LA PRODUCTION ET DE LA COMPOSITION DES BIODEPOTS DE TROIS MOLLUSQUES ESTUARIENS (*MYTILUS EDULIS, CRASSOSTREA GIGAS, CREPIDULA FORNICATA*).

Jean-Marc DESLOUS-PAOLI*, Jean-Marc SORNIN**, Maurice HERAL*

* *Laboratoire National Ecosystème Conchylicole IFREMER, B.P. 133, 17390 LA TREMBLADE (FRANCE).*
** *CREMA-L'Houmeau, Case 5, 17137 NIEUL SUR MER (FRANCE).*

ABSTRACT : *IN SITU* SEASONAL VARIATIONS OF BIODEPOSIT PRODUCTION AND COMPOSITION FOR THREE MOLLUSCS (*MYTILUS EDULIS, CRASSOSTREA GIGAS, CREPIDULA FORNICATA*).

The biodeposition was quantified on the field with sediment traps. All over the year, the biodeposition was the lowest for *Crepidula fornicata.Mytilus edulis* rejected more biodeposits during winter, and *Crassostrea gigas* during spring and autumn. The percentage of organic matter consumed and digested was higher during summer. The constitutive elements of the digested organic matter was not always the same, all over the year. The energy content of the digest fraction was higher in spring. For *Mytilus edulis* the ration intake was higher in winter and spring, related with the gametogenetic and spawning period. An analysis of the mineral constituents of the natural food was made.

Keys-words : Biodéposition, digestibility, *Mytilus edulis, Crassostrea gigas, Crepidula fornicata.*

RESUME :

La biodéposition est quantifiée à l'aide de pièges à sédiments dans le milieu naturel. A biomasse égale, en chair sèche, c'est *Crepidula fornicata* qui présente la biodéposition la plus faible quelle que soit la saison. *Mytilus edulis* produit plus de biodépôts pendant l'hiver et *Crassostrea gigas* au printemps et en automne. Les pourcentages de matières organiques consommées et digérées sont plus forts en été que pendant le reste de l'année et ne portent pas sur les mêmes constituants tout au long de l'année. Par contre, la valeur énergétique de la fraction digérée est maximale au printemps pour les trois espèces. Pour *Mytilus edulis* elle est également élevée en hiver, ce qui laisse supposer une relation avec les besoins du cycle gamétogénétique. Une analyse de la composition minéralogique de la ration est effectuée.

Mots clés : Biodéposition, digestibilité, *Mytilus edulis, Crassostrea gigas, Crepidula fornicata.*

INTRODUCTION

La gestion d'un écosystème estuarien du type de celui de Marennes-Oléron nécessite la connaissance des bilans énergétiques des différentes populations de mollusques cultivés (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984 ; Boromthanarat, 1986) et sauvages (Deslous-Paoli et al., 1985). En effet, 82 000 tonnes d'huîtres *Crassostrea gigas* (Bacher et al., 1986) et 3 600 tonnes de moules *Mytilus edulis* (Boromthanarat et Deslous-Paoli, 1986)

voisinent avec de nombreuses espèces sauvages dont 5 000 tonnes de Crépidules (Deslous-Paoli et Massé, 1982). Il en résulte donc une intense compétition spatiale et trophique. La position de ces espèces sur l'espace intertidal, nécessite donc de connaître l'impact de leur biodéposition sur les sédiments sous-jacents (Sornin et al., 1983), et de comparer *in situ* la part d'énergie consommée par ces différents mollusques et la fraction réellement digérée donc retirée de l'écosystème.

MATERIELS ET METHODES

La biodéposition de *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis* et *Crassostrea gigas* est étudiée simultanément dans l'estuaire de la Seudre (fig. 1). Les animaux sont disposés et maintenus en monocouche dans des casiers en matière plastique placés sur des tables ostréicoles à une quarantaine de centimètres au-dessus du sédiment, à un coefficient de marée de 80. Le système de piège à sédiment est celui décrit par Sornin (1981) et Sornin et al. (1983). Deux pièges sont mis en place par espèce et sous un casier vide en tant que témoins. Les pièges sont placés à marée basse pour une période de 24 heures (2 cycles de marée) pendant deux périodes consécutives.

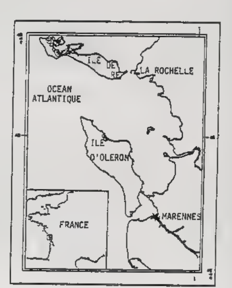


Figure 1 : Le bassin de Marennes-Oléron : situation des tables expérimentales (★).

Les quantités biodéposées sont calculées, après centrifugation à 3 000 tours pendant 10 minutes, par différence entre les quantités des différents éléments récueillis sous les mollusques et celles recueillies dans le témoin de sédimentation. Les chlorophylles et phéopigments sont dosés sur le sédiment frais par la méthode de Lorenzen (1967). Après lyophilisation, l'estimation de la part organique est faite sur chaque échantillon par calcination à 450°C pendant une heure. Les protéines sont dosées par la méthode de Lowry et al. (1951), les glucides selon Dubois et al. (1956) et les lipides, extraits selon le protocole de Bligh et Dyer (1959), sont dosés selon la méthode de Marsh et Weinstein (1966). La transformation en valeur énergétique est effectuée par l'intermédiaire des coefficients

de Brody (1945). Pour s'assurer de la conservation du traceur minéral et particulièrement de la fraction argileuse, une analyse granulométrique par diffractométrie aux rayons X est réalisée sur chacun des échantillons recueillis sous les animaux et dans le témoin. Les animaux testés ont environ 40 mm de longueur pour *M. edulis* et 100 mm pour *C. gigas*. Pour *C. fornicata*, il s'agit d'associations en chaîne considérées dans leur ensemble. Les animaux étant sacrifiés à la fin de chaque série de prélèvement, et la chair lyophilisée, les résultats sont exprimés pour une biomasse d'un gramme de chair sèche. Ils correspondent aux moyennes de 4 mesures par espèce et de deux mesures pour le témoin, à chaque saison.

Parallèlement, des prélèvements d'eau sont faits à marée haute. Les températures sont mesurées et la salinité est déterminée par conductimètrie. L'eau étant préfiltrée à 250 µm, le seston est recueilli sur filtres Whatman GFC de 0,45 µm puis pesé après séchage à 60°C pendant 1 heure. La part organique est estimée par différence après calcination à 450°C pendant 10 minutes. Les protéines, lipides et glucides sont dosés selon les protocoles signalés plus haut, de même que les chlorophylles et les phéopigments.

La digestibilité DC est calculée en utilisant la formule de Conover (1966) reprise par Schneider et Flatt (1975) (in Atkinson et al., 1984) en supposant la part minérale comme un traceur inerte dans le tractus digestif :

$$DC = 100 - 100 \times \frac{Tn}{Tb} \times \frac{Eb}{En}$$

avec Tn : pourcentage du traceur dans la nourriture

Tb : pourcentage du traceur dans les biodépôts

En : pourcentage de l'élément organique dosé dans la nourriture

Eb : pourcentage de l'élément organique dosé dans les biodépôts.

La quantité de l'élément organique consommé Q_c est calculée par la formule (en mg/g de chair sèche/unité de temps).

$$Qc = \frac{qm.b}{qm.n} \times qe.n$$

avec qe.n = quantité en élément organique dosé de la nourriture par unité de volume (en mg/l).

qm.n = quantité en minéral de la nourriture par unité de volume (en mg/l).

qm.b = quantité de minéral rejeté dans les biodépôts par unité de temps (en mg/g de chair sèche/unité de temps).

La filtration est calculée à partir des seuls éléments minéraux par la formule F = qm.b/qm.n (en l/g de chair sèche/unité de temps (Sato et al., 1964)).

RESULTATS

- Seston (tableau 1)

L'évolution de la charge particulaire de l'eau évolue saisonnièrement. Au mois de février, on mesure des charges sestoniques supérieures à 500 mg/l avec une teneur en matière organique de 9,48 %. Cette teneur atteint 18,04 pour cent pendant l'été 1982 alors que la charge sestonique n'est que de 25,5 mg/l. Ces résultats correspondent à ceux décrits plus finement par Héral et al. (1983b) et sont expliqués non seulement par les apports détritiques hivernaux des fleuves en crue, mais aussi par une remise en suspension des sédiments des berges et des slikkes environnantes lors des forts coefficients de marée et des coups de vent durant cette période.

	Sest. tot. ($mg.l^{-1}$)	Sest. min. ($mg.l^{-1}$)	Sest. org. ($\mu g.l^{-1}$)	Prot. ($\mu g.l^{-1}$)	Lip. ($\mu g.l^{-1}$)	Glu. ($\mu g.l^{-1}$)	Chloro. ($\mu g.l^{-1}$)	Phéo. ($\mu g.l^{-1}$)
Juillet 1982	25,5 (19,2)	20,9 (15,8)	4,58 (2,35)	171 (4)	87 (6)	371 (47)	0,811 (-)	8,17 (-)
Novembre 1982	40,6 (4,2)	35,2 (1,4)	5,40 (2,83)	335 (35)	148 (102)	245 (21)	1,36 (0,57)	1,72 (0,33)
Février 1983	515,0 (253,1)	466,2 (244,4)	48,8 (8,77)	2 970 (470)	400 (40)	1 860 (520)	6,25 (2,49)	17,36 (12,49)
Avril 1983	64,9 (34,1)	56,9 (29,7)	7,96 (4,44)	620 (320)	137 (34)	633 (169)	4,41 (1,32)	2,23 (1,46)

Tableau 1 : Composition du seston à différente période de l'année, écart-type ( ).

La somme des protéines, lipides et glucides (PLG) représente 10,7 pour cent de la matière organique particulaire en février et 17,5 pour cent en avril et juin pendant les blooms phytoplanctoniques (Héral et al., 1983b). Ce faible pourcentage expliqué par les dosages biochimiques est dû principalement aux méthodes utilisées qui ne portent que sur la partie mobilisable de la matière organique. Les chlorophylles et phéopigments suivent la même évolution que la charge particulaire. La chlorophylle représente 26 et 66 % de la somme chlorophylles et phéopigments respectivement en février et en avril. Ces chiffres se rapprochent de ceux d'Héral et al. (1983b) soit 75 pour cent en mai et juin et deux pics secondaires en mars et à la fin du mois d'août.

- Rejets des mollusques

A biomasse égale de chair sèche, et indépendament du mode de culture, ce sont les crépidules qui produisent le moins de biodépôts, quelle que soit la saison (tableau 2).

Pendant l'hiver, ce sont les moules qui produisent le plus de biodépôts alors que ce sont les huîtres qui en produisent le plus au printemps et en automne. Ces résultats confirment ceux de Sornin (1981) pour *M. edulis* et *C. gigas.*

	Période	Biodép. totaux	Biodep. min.	Biodep. org.	Prot.	Lip.	Gluc.	Chlo. $\mu g.j^{-1}.gCs^{-1}$	Phéo. $\mu g.j^{-1}.gCs^{-1}$
A	Juillet 1982	661 (67)	594 (71)	67 (6)	4,97 (0,13)	0,29 (0,28)	5,66 (0,85)	39,9 (3,5)	46,6 (16,0)
A	Novembre 1982	1 679 (105)	1 525 (108)	154 (3)	8,64 (0,56)	0,42 (0,89)	12,73 (1,27)	13,3 (18,8)	38,5 (31,0)
A	Février 1983	16 090 (4 793)	15 010 (4 703)	1 080 (90)	55,61 (16,7)	10,55 (0,83)	121,30 (23,50)	71,3 (54,2)	321,5 (129,1)
A	Avril 1983	6 461 (76)	5 812 (25)	649 (51)	15,66 (8,06)	11,24 (7,04)	31,97 (26,92)	64,3 (9,8)	216,9 (168,7)
B	Juillet 1982	816 (60)	742 (67)	74 (8)	5,36 (0,70)	0,28 (0,22)	7,75 (1,52)	108,8 (61,7)	118,3 (52,2)
B	Novembre 1982	3 221 (414)	2 943 (374)	278 (55)	15,97 (2,25)	1,37 (1,53)	25,18 (5,90)	25,1 (6,32)	94,7 (17,6)
B	Février 1983	5 733 (1 259)	5 187 (1 207)	537 (86)	27,38 (4,72)	0 (-)	46,16 (9,01)	71,9 (40,2)	165,2 (57,9)
B	Avril 1983	8 768 (2 064)	7 912 (1 891)	857 (172)	32,15 (17,79)	12,82 (12,97)	64,94 (18,88)	137,1 (123,2)	220,3 (205,8)
C	Juillet 1982	191 (5)	168 (5)	23 (0,4)	1,16 (0,13)	0	1,62 (0,92)	9,6 (2,3)	22,6 (6,8)
C	Novembre 1982	540 (111)	491 (111)	48 (9)	2,74 (0,29)	0	4,07 (0,52)	3,2 (1,6)	11,4 (5,4)
C	Février 1983	1 096 (228)	1 014 (239)	81 (11)	10,40 (12,7)	0	9,69 (1,90)	3,9 (5,5)	41,2 (33,5)
C	Avril 1983	696 (24)	619 (35)	77 (10)	1,73 (0,4)	0	3,97 (2,36)	17,1 (24,2)	22,0 (28,4)

Tableau 2 : Composition des biodépôts de *Mytilus edulis* (A), *Crassostrea gigas* (B) et *Crepidula fornicata* (C), en $mg.jour^{-1}.g^{-1}$ chair sèche et en $\mu g.j^{-1}.gCs^{-1}$ pour les chlorophylles et phéopigments.

L'évolution de la composition biochimique des biodépôts en glucides et protéines est comparable pour *C. fornicata* et *M. edulis* avec un pic hivernal. Pour *C. gigas*, ce pic est décalé en avril 1983.

Les variations de la composition minérale des biodépôts et de la matière en suspension recueillie dans les pièges témoins (tableau 3) n'apparaissent pas significatives compte tenu de la précision des mesures (± 10 %).

Périodes		Smectite	Illite	Chlorite	Kaolinite	Argile totale	Quartz	Calcite	Felspath
Juillet 1982	Huîtres	15	37	12	14	78	15	6	1
	Moules	17	40	12	14	83	10	5	1
	Crépidules	15	38	11	17	81	13	6	-
	MES	22	34	12	12	80	12	6	1
Novembre 1982	Huîtres	19	39	13	12	83	12	5	-
	Moules	17	38	11	14	80	14	5	-
	Crépidules	19	37	12	13	81	13	6	-
	MES	15	34	14	14	77	15	6	2
Février 1983	Huîtres	15	33	10	11	69	22	6	2
	Moules	18	33	10	10	71	20	6	2
	Crépidules	13	32	9	12	66	25	6	2
	MES	15	35	13	12	75	16	6	2
Avril 1983	Huîtres	20	34	13	13	80	14	5	-
	Moules	19	35	11	12	77	16	6	-
	Crépidules	22	36	11	12	81	13	5	-
	MES	20	40	14	12	86	12	2	-

Tableau 3 : Compositions minéralogiques des biodépôts de *Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas*, *Crepidula fornicata*, et des matières en suspension (MES) recueillies dans les pièges témoins. Valeurs exprimées en pourcentage du cortège minéral total.

- La digestibilité de la matière organique particulaire (tableau 4)

Elle évolue entre 1,2 et 54,7 pour cent de la matière organique totale. C'est en été que la digestibilité semble la plus forte quel que soit le mollusque.

Les lipides sont très utilisés pendant toute l'année par *C. fornicata* et *C. gigas* mais seulement pendant l'été et l'automne par *M. edulis*. A l'inverse les glucides ne sont pas utilisés pendant l'automne et l'hiver par les trois espèces mais le sont relativement plus au printemps. Pour *C. fornicata* il ne semble pas y avoir d'utilisation des protéines pendant l'hiver et une faible utilisation en été. *C. gigas* semble utiliser les protéines toute l'année mais relativement moins en été et en hiver.

Le transit digestif semble entraîner une forte dégradation des chlorophylles et phéopigments toute l'année sauf en février pour *C. gigas et C. fornicata.* Le maximum de dégradation se produit en avril pendant la période de bloom phytoplanctonique ainsi qu'au mois de novembre.

		Mytilus edulis				*Crassostrea gigas*				*Crepidula fornicata*			
	Période	Juil. 1982	Nov. 1982	Févr. 1983	Avril 1983	Juil. 1982	Nov. 1982	Févr. 1983	Avril 1983	Juil. 1982	Nov. 1982	Fevr. 1983	Avril 1983
DC %	Org	49,0	34,3	31,3	20,6	54,7	38,4	1,2	23,0	37,6	33,2	23,5	12,0
	Prot	-	40,5	41,9	75,3	11,8	43,0	17,2	62,7	15,8	38,8	0	74,4
	Lip	88,3	93,5	18,4	19,6	90,9	88,9	100	32,7	100	100	100	100
	Glu	46,3	0	0	50,5	41,2	0	0	26,2	21,1	0	0	40,6
	Chloro + phéo	64,9	60,7	48,5	58,4	26,7	53,0	10,0	61,2	53,8	65,7	12,6	45,8
QC	Org (mg)	129,9	234	1 572	813	162,3	451	543	1 107	36,8	75,4	106,2	86,6
	Prot (mg)	4,9	14,5	95,6	62,8	6,1	28,0	33,0	85,5	1,4	4,7	6,5	6,7
	Lip (mg)	2,5	6,4	12,9	14,0	3,1	12,4	4,5	19,1	0,7	2,1	0,9	1,5
	Gluc (mg)	10,5	10,6	59,7	64,6	13,2	20,5	20,6	87,9	3,0	3,4	4,0	6,9
	Chloro + Pheo (µg)	255	133	760	678	319	257	263	923	72	43	51	72
QD	Org (mg)	63,7	80,5	492	168	88,8	173	6,5	255	13,8	25,0	25,0	10,4
	Prot (mg)	-	5,9	40,1	47,3	0,72	12,0	5,7	53,6	0,2	1,8	0	5,0
	Lip (mg)	2,2	6,0	2,4	2,8	2,8	11,0	4,5	6,2	0,7	2,1	0,9	1,5
	Gluc (mg)	4,9	0	0	32,6	5,4	0	0	23,0	0,6	0	0	2,8
	Chloro + Phéo (µg)	166	81	369	396	85	136	27	564	39	28	6,5	33
	Énergie (PLG) (joules)	169	376	1 042	1 787	220	719	311	1 910	44	125	34	225
	Temps (h) immersion	14	16,5	18,5	18,5	14	16,5	18,5	18,5	14	16,5	18,5	18,5
	Taux de Filtration l/h/gCs	2,03	2,63	1,75	5,52	2,53	5,07	0,6	7,52	0,57	0,85	0,12	0,59

Tableau 4 : Evolution saisonnière des pourcentages digérés (DC), des quantités d'éléments consommés (QC) et digérés (QD) ainsi que du taux de filtration pour *M. edulis*, *C. gigas* et *C. fornicata*. QC et QD exprimés par jour et g. de chair sèche.

- Quantité consommée et digérée (tableau 4)

Les quantités d'éléments consommés sont plus importantes pour *M. edulis* et *C. gigas* que pour *C. fornicata*. Pour *M. edulis*, la consommation semble directement corrélée à la charge en matière organique de l'eau, alors qu'elle ne l'est ni pour *C. fornicata* ni pour *C. gigas* (tableau 5). Il en est à peu près de même pour les protéines, lipides et glucides.

	Org.	Prot.	Lip.	Gluc.
Mytilus edulis	0,92*	0,88*	0,62	0,71
Crassostrea gigas	0,14	0,12	-0,17	0
Crepidula fornicata	0,34	0,21	-0,40	-0,17

* significatif à 95 %

Tableau 5 : Coefficient de corrélation entre la charge en $mg.l^{-1}$ des éléments particulaires de l'eau et la quantité de ces mêmes éléments consommés.

Les quantités d'éléments digérés journalièrement par *C. fornicata* sont relativement constantes toute l'année et sont plus élevées pour *C. gigas* et *M. edulis.* Les protéines et les sucres sont les constituants de la matière organique les plus utilisés au mois d'avril. C'est aussi à cette période que la somme des protéines, lipides et glucides digérée est la plus représentative de la matière organique digérée (tableau 6).

	Juil. 82	Nov. 82	Fév. 83	Avr. 83
Mytilus edulis	11,04	14,75	8,64	49,35
Crassostrea gigas	10,06	13,29	-	32,55
Crepidula fornicata	11,23	15,52	3,48	89,04

Tableau 6 : Pourcentage de la matière organique digérée correspondant à la somme des protéines, lipides et glucides absorbées.

Les chlorophylles et phéopigments sont relativement bien utilisés toute l'année par *M. edulis*, et peu utilisés durant l'hiver par *C. gigas* et *C. fornicata.*

La quantité d'énergie digérée calculée à partir des protéines (23,65 $J.mg^{-1}$), lipides (39,55 $J.mg^{-1}$) et glucides (17,16 $J.mg^{-1}$), est toujours la plus forte au printemps pour les trois espèces puis en automne pour *C. fornicata* et *C. gigas* (tableau 4).

- Filtration

Les filtrations calculées à partir des éléments minéraux biodéposés sont sensiblement de même ordre de grandeur pour *M. edulis* (1,74 à 5,52 l/h/gcs) et pour *C. gigas* (0,60 à 7,52 l/h/gcs) et relativement plus faibles pour *C. fornicata* (0,12 à 4,54 l/h/gcs). C'est au printemps et en automne que l'on trouve les valeurs les plus fortes pour les pélécypodes et en hiver, pendant les très fortes charges sestoniques, que la filtration est la plus faible pour les trois espèces.

DISCUSSION

Le faible nombre de mesures réalisées ne permet pas de mettre en évidence une relation entre le charge sestonique de l'eau et la production de biodépôts. Cependant, comme de nombreux auteurs s'accordent à le penser, il existe des relations entre la turbidité et la biodéposition (Tenore et Dunstan, 1973 ; Foster-Smith, 1975 ; Tsuchiya, 1980). A Marennes-Oléron, Sornin et al. (1983) trouvent une corrélation positive entre les quantités totales d'éléments biodéposés et la charge particulaire totale de l'eau pour l'huître *C. gigas*. De même Sornin (1981) met en évidence la relation inverse existant entre la température et la biodéposition dans ce même bassin, contrairement aux résultats expérimentaux (Kusuki, 1978). En effet, une augmentation moyenne de la charge particulaire des eaux entraîne une augmentation de la consommation même si la température diminue. Nous

constatons cette relation entre la quantité d'éléments organiques consommés et la charge particulaire pour *M. edulis*. Par ailleurs, pour *C. gigas*, *C. fornicata* et dans une moindre part *M. edulis*, l'augmentation très forte de la charge particulaire de l'eau, en février, entraîne un ralentissement de l'activité de filtration. On peut penser qu'au delà d'un seuil correspondant à la production maximale de pseudofèces, la consommation est réduite par arrêt de la filtration (Sornin et al., 1983). Ce seuil d'engorgement ne semble pas être atteint pour *M. edulis* (Widdows et al., 1979)ni pour *C. fornicata* (Johnson, 1972).

Dans cette étude, bien que les fèces et pseudofèces soient confondues, on peut dire que l'augmentation de la biodéposition est due principalement à la production de pseudofèces chez les deux bivalves étudiés. En effet, l'analyse des pigments chlorophylliens montre que leur dégradation est moindre en hiver qu'en été, or la dégradation est liée à la digestion, donc aux fèces.

Chez le Gastéropode *C. fornicata*, bien que la charge particulaire ait le même effet que sur les bivalves, le comportement alimentaire est différent en ce sens que la consommation est maintenue en hiver. Par contre, au printemps, elle augmente pendant le bloom phytoplanctonique. Les pourcentages de matière organique digérée par *C. fornicata* sont proches de ceux mesurés pour *Patella vulgata*, soit 27,1 % (Wright et Hartnoll, 1981) et inférieurs aux 60 % proposés par Newell et Kofoeld (1977) pour *C. fornicata*. Les pourcentages de matière organique digérée par *M. edulis* sont proches de ceux calculés par Hawkins et Bayne (1984) et varient entre 37,6 ± 17,4 % et 54,8 ± 13,2 % selon la saison. L'accroissement de l'efficacité d'extraction de la matière organique consommée, lorsque cette dernière est en faible quantité et mélangée à de fortes charges minérales, suggèrent que, soit le transit digestif est plus long permettant ainsi une meilleure efficacité de l'activité enzymatique, soit le niveau des activités enzymatiques varie en fonction de la qualité du bol alimentaire. En effet, Griffiths et King (1979) et Gerdes (1983) montrent que l'efficacité d'absorption est principalement liée à la quantité et à la qualité de la nourriture. De même Winter (1976) et Kiorboe et al. (1981) montrent que, dans une certaine mesure, les sédiments remis en suspension stimulent l'absorption de la matière organique. Urban et Langdon (1984) suggèrent que l'adjonction de kaolinite dans les cultures phytoplanctoniques entraîne un accroissement de l'efficacité de digestion. Néanmoins c'est lorsque l'efficacité de digestion est la plus faible que la ration digérée représente le plus fort apport énergétique.

Pour *M. edulis*, les besoins les plus forts sont observés à la fin de l'hiver et au printemps pendant la période de ponte et de reconstitution des gamètes qui s'étale de février à avril (Boromthanarat, 1986), alors que pour *C. gigas* et *C. fornicata*, les maxima sont atteints au printemps et en automne pendant les périodes de développement phytoplanctonique. Il semble ainsi que l'acquisition d'énergie soit optimisée au niveau de la digestion par une adaptation des activités enzymatiques en réponse aux substrats présents

et aux besoins de l'animal, comme cela a été constaté chez les artemias (Samain et al., 1985) et les copépodes (Harris et al., 1986).

Cependant dans le calcul de la digestibilité des éléments consommés, la part minérale est supposée être un traceur inerte dans le tractus digestif (Sato et al., 1964 ; Schneider et Platt, 1975). Or pour un certain nombre d'organismes marins filtreurs comme les copépodes, ce n'est pas le cas (Syvitsky et Lewis, 1980 ; Scheinfeld et Adams, 1980). Les variations saisonnières enregistrées dans les matières en suspension avec des teneurs en quartz plus fortes aux mois de novembre et février, vraisemblablement induites par des apports terrigènes, ne se retrouvent pas au niveau des biodépôts. Ainsi, au mois de novembre le quartz ne pouvant être dégradé, sa diminution dans les biodépôts ne peut être due qu'à une filtration sélective selon la taille des particules qui entraîne la consommation d'une partie seulement du seston (Palmer et Williams, 1980 ; Fiala-Médioni et Copello, 1985 ; Deslous-Paoli, 1985 ; Sornin et al., 1987). De même aux mois de février et d'avril, les teneurs totales en argile des biodépôts sont plus faibles que dans le seston. Ceci laisse supposer qu'à ces périodes les particules argileuses étaient en moyenne trop fines pour être retenues efficacement par les mollusques.

De même, l'impossibilité de séparer les fèces des pseudofèces entraîne pendant les mois où les charges sestoniques sont fortes un risque d'atténuation et même de masquage des niveaux de digestion des aliments puisqu'il semble exister à ce niveau non seulement un tri selon la taille des particules (Bernard, 1974 ; Thiesen, 1977 ; Sornin et al., 1987), mais aussi un tri selon leur nature (Kiorboe et al., 1981 ; Newell et Jordan, 1983).

En résumé, il faut considérer ces résultats au plan de l'intérêt comparatif entre trois mollusques quantitativement importants dans le bassin de Marennes-Oléron et non pas en tant que résultats précis sur la digestion des substances organiques. Dans ce but, il est indispensable de séparer les fèces des pseudofèces et d'éviter la solubilisation des produits de la digestion (Deslous-Paoli et Jousset, 1987) et l'action bactérienne par un retrait rapide des biodépôts de l'eau. Une telle approche ne peut être qu'expérimentale, avec toutes les réserves liées à ce type de démarche lorsque l'on extrapole au milieu naturel.

BIBLIOGRAPHIE

Atkinson J.L., Hilton J.W. et Slinger S.J., 1984. Evaluation of Acid insoluble ash as an indicator of feed digestibility in Rainbow trout *(Salmo gairdneri). Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41 : 1384-1386.

Bacher C., Deslous-Paoli J.M., Héral M. et Prou J., 1986. Amélioration de l'évaluation des stocks de mollusques cultivés en Charente-Maritime. Compte rendu n° 2, convention de Recherche Conseil Régional Poitou-Charentes-IFREMER, 63 p.

Bernard F.R., 1974. Annual biodeposition and gross energy budget of mature pacific oysters, *Crassostrea gigas. J. Fish. Res. Board Can.*, 31 (2) : 185-190.

Bligh E.G. et Dyer W.F., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 37 : 911-917.

Boromthanarat S., 1986. Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France) : Aspects biologique et bioénergétique. Doctorat de Spécialité, Université Aix-Marseille II : 142 p.

Boromthanarat S. et Deslous-Paoli J.M., 1986. Mytiliculture. Convention de Recherche Conseil Régional Poitou-Charentes-IFREMER : 8 p.

Brody S., 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold ed., New-York : 1023 p.

Conover R.J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 338 - 345.

Deslous-Paoli J.M., 1985. Assessment of energetics requirements of reared molluscs and of their main competitors. Int. Seminar Shellfish Culture Development and Management, La Rochelle, mars 1985.IFREMER DRV ed., SDP IFREMER Brest : 319-346.

Deslous-Paoli J.M. et Héral M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79-90.

Deslous-Paoli J.M. et Jousset J., 1987. Transformation du matériel fécal de *Crassostrea gigas* : évolution biochimique à court terme. Journées du GABIM, L'Houmeau, 19-21 nov. 1986, *Océanis* : sous presse.

Deslous-Paoli J.M. et Massé H., 1982. Répartition géographique et structure de population de *Crepidula fornicata* L. dans le bassin de Marennes-Oleron en 1981 et 1982. *Note au CIEM*, CM 1982/F : 25.

Deslous-Paoli J.M., Héral M. et Massé H., 1985. Bilan énergétique d'une population naturelle de *Crepidula fornicata* (L.) dans le bassin de Marennes-Oleron. Bases Biologiques de l'Aquaculture, Montpellier 1983, IFREMER Actes de Colloques n° 1 : 109-124.

Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebecs P.A. et Smith F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem*, 28 (3) : 350-356.

Fiala-Médioni A.et Copello M., 1985. Relations trophiques entre l'huître et le milieu : influence de la concentration et de la taille des particules. Bases Biologiques de l'Aquaculture, Montpellier 1983, IFREMER Actes de Colloques n° 1 : 63-74.

Foster-Smith R.L., 1975. The effects of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* (L.) *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 17 : 1-22.

Gerdes D., 1983. The pacific oyster *Crassostra gigas*. Part 1 : Feeding behaviour of larvae and adults. *Aquaculture*, 31 : 195-219.

Griffiths C.L. et King J.A., 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the ribbed mussel *Aulacomya ater. Mar. Biol.*, 51 : 141-149.

Hawkins A.J.J. et Bayne B.L., 1984. Seasonal variation in the balance between physiological mechanisms of feeding and digestion in *Mytilus edulis* (Bivalvia : Mollusca). *Mar. Biol.*, 82 : 233-240.

Héral M., Deslous-Paoli J.M. et Sornin J.M., 1983a. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréi-ostréicole : premières approches. *Oceanis*, 9 (3) : 169-194.

Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Berthomé J.P. et Garnier J., 1983b. Caractéristiques saisonnières de l'hydrologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches. Marit.*, 46 (2) : 97-119.

Johnson J.K., 1972. Effects of turbidity on the rate of filtration and growth of the slipper limpet *Crepidula fornicata* Lamarck 1799. *The Veliger*, 14 (3) : 315-320.

Kiorboe T., Mohlenberg F. et Nohr O., 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis. Mar. Biol.*, 61 : 283-288.

Kusuki Y., 1978. Relationship between quantities of faecal material produced and of the suspended matter removed by japanese oyster. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 44 (11) : 1183-1185.

Lorenzen C.J., 1967. Determination of Chlorophyll and pneophytin : spectrophotometric equation. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 343-346.

Lowry O.M., Rosebrough N.I., Farrand A.L. et Randall R.J., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193 : 263-275.

Marsh J.B. et Weinstein D., 1966. Simple charring method for determination of lipids. *J. Lipid Res.*, 7 : 574-776.

Newell R.I.E. et Jordan S.J., 1983. Preferential ingestion of organic material by the american oyster *Crassostrea virginica. Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13 (1) : 47-53.

Palmer R.E. et Williams L.G., 1980. Effects of particle concentrations on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica. Ophelia*, 19 : 163-174.

Samain J.F., Hernandorena A., Moal J., Daniel J.Y. et Le Coz J.R., 1985. Amylase and trypsin activities during *Artemia* development on artificial áxenic media ; effect of starvation and specific deletions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 86 : 255-270.

Sato T., Matsumoto S., Horiguchi Y. et Tsujii T., 1964. Filtering and feeding rate of the pearl oyster *Pteria (Pinctada) martensii* Dunker, determined with crude silicate as an indicator. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 30 (9) : 717-722.

Scheinfeld R.A. et Adams J.K., 1980. Implication of day-provenance studies in two Georgia estuaries-Discussions- *J. Sed. Petrol.*, 50 (3) : 993-1014.

Schneider B.M. et Flatt W.P., 1975. The evaluation of feeds through digestibility experiments. University of Georgia Press, Athens GA, 168 p.

Sornin J.M., 1981. Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchyliculture. Thèse 3ème cycle, Université de Nantes : 188 p.

Sornin J.M., Feuillet M., Héral M. et Deslous-Paoli J.M., 1983. Effect des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. Proc. 2nd Franco-British Symposium on Molluscs, septembre 1982, London, *J. Moll. Sud.*, Suppt 12A : 185-197.

Sornin J.M., Deslous-Paoli J.M. et Hesse O., 1987. Experimental study on the filtration of clays by the oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg) : Adjustement of the particles size for a best retention : *Aquaculture* : sous presse.

Syvitsky J.P. et Lewis G.A., 1980. Sediment ingestion by *Tigriopus californicus* and other zooplancton : Mineral transformation and sedimentological considerations. *J. Sed. Petrol.*, 50 (3) : 869-880.

Tenore K.R. et Dunstan W.N., 1973. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. *Mar. Biol.*, 21 : 190-195.

Thiesen B.E., 1977. Feeding rate of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from different parts of Danish waters in water of different turbidity. *Ophelia*, 16 : 221-232.

Tsuchiya M., 1980. Biodeposit production by the mussel *Mytilus edulis* (L.) on rocky shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 47 : 203-222.

Urban E.R. et Langdon C.J., 1984. Reduction in costs of diets for the American oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin), by the use of non algal supplements. Aquaculture, 38 : 277-291.

Widdows J., Fieth P. et Worral C.M., 1979. Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis. Mar. Biol.*, 50 : 195-207.

Winter J.E., 1976. Feeding experiments with *Mytilus edulis* L. at small scale. The influence of suspended silt in addition to algal suspension on growth. *Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp.*, Persone G., Jaspers E. eds, Universa Press, Wetteren : 583-600.

Wright J.P. et Hartnoll R.G., 1981. An energy budget for a population of the limpet *Patella vulgata. J. mar. biol. Ass. U.K.*, 61 : 627-646.

HALIOTIS, 16 (1987) : 247 - 256

ESTIMATION DE LA RETENTION PARTICULAIRE DE PALOURDES JAPONAISES LORS D'UN GROSSISSEMENT EXPERIMENTAL EN NOURRICERIE ET RELATION AVEC LES CROISSANCES OBSERVEES

Gilles Arnaud PORTERES

Laboratoire de Biologie et Biochimie Marines
I.U.T. - Rue de Roux - 17026 - LA ROCHELLE CEDEX

ABSTRACT : PARTICULAR RETENTION ASSESSMENT OF SHORT NECK CLAMS DURING AN EXPERIMENTAL NURSERY CULTURE AND RELATION WITH OBSERVED GROWTH.

Particle retention of short neck clams was assessed during an experimental winter nursery culture by measuring the concentration decrease in water of total chlorophyll a, proteins, lipids and carbohydrates after passage through the culture sieves. These parameters were studied in three average temperature conditions : 12,5°C - 10,5°C and 8,5°C (ambient condition).

For each of the parameters studies there was a significant correlation between initial concentration and retention (referred to clam dry organic weight and time unit). The improved growth of warmed-up water cultured clams in comparison to reference clams was related to the increase of particle retention.

The limitations of the method and the meaning of the measured particle retention are discussed.

Key words : Ruditapes philippinarum, nursery culture, particle retention.

RESUME :

La rétention des particules contenues dans l'eau d'alimentation par des lots de Palourdes lors d'un prégrossissement hivernal est évaluée par la baisse des teneurs en chlorophylle a, en lipides, en protides et en glucides totaux avant et après passage à travers les tamis de culture. Ces mesures sont effectuées sur trois groupes de lots correspondant à trois gammes de température moyenne : 12,5°C - 10,5°C et 8,5°C (condition ambiante).

Pour chaque paramètre étudié et aux trois gammes de températures retenues apparait une corrélation significative entre les valeurs du taux de retention (rapporté au gamme du poids sec organique de Palourdes par unité de temps) et la concentration initiale. La croissance plus importante de lots de Palourdes élevées en eau réchauffée vis à vis des témoins en eau ambiante doit être mise en relation avec une rétention particulaire plus élevée.

Les limites de la méthode utilisée ainsi que la signification de la "rétention particulaire" sont discutées.

Mots clés : Palourde japonaise, prégrossissement, rétention particulaire, température.

INTRODUCTION :

La culture de la Palourde japonaise (R. philippinarum A & R) est maintenant répandue dans de nombreuses régions (De Valence et Peyre : 1981 - Anonyme : 1983, Maitre-Allain : 1983 - Saint Félix et al : 1984).

De nombreux travaux ont permis de connaître les exigeances écologiques de cette espèce pour lancer les premiers élevages de production (Ohba 1959, Lucas 1977, Langton et

al. 1977, Mann 1979, Rodhouse et al. 1981, Bodoy et al. 1986) et apprécier les besoins nutritifs de ces Mollusques Bivalves en élevage.

L'étude des besoins physiologiques et nutritionnels des différents Bivalves est effectuée le plus souvent en laboratoire à l'aide de dispositifs d'élevage totalement ou partiellement contrôlés (Fiala-Médioni 1981, Anonyme 1986). Ces conditions écologiques peuvent être assez éloignées d'un environnement naturel où de nombreux facteurs varient simultanément (température et source nutritive notamment).

Au cours d'un prégrossissement expérimental en période hivernale, en nourricerie, nous avons étudié l'effet d'un appoint de levures sur la croissance de juvéniles de Palourdes japonaises en milieu ambiant (8,5°C en moyenne) et en eau réchauffée partiellement recyclée,(moyenne de 10,5°C et 12,5°C), (PORTERES, sous presse).

Nous nous étions placés dans des conditions se rapprochant de celles d'un élevage de production où les juvéniles subissent, au cours du prégrossissement des variations de température et de conditions nutritives. Les conditions matérielles expérimentales ont imposé aux Palourdes élevées en eau réchauffée des variations de température synchrones, de même sens et d'amplitude amortie par rapport à celles supportées par les témoins placés en eau ambiante, tout au long de l'élevage. De même, le recyclage partiel de l'eau réchauffée a amené un léger appauvrissement de la valeur nutritive du milieu par rapport au milieu ambiant, inversement proportionnel à l'élévation de température. Cet appauvrissement a été évalué et s'est avéré faible, nous permettant la comparaison des lots entre eux.

Rappelons que l'amélioration de la croissance par l'appoint de nourritures artificielles est bien plus nette chez les lots élevés en eau réchauffée qu'en eau ambiante. (PORTERES, sous presse). Mais il est apparu que le simple fait de réchauffer l'eau permettait d'obtenir une amélioration de croissance vis à vis des élevages en eau ambiante, malgré le léger appauvrissement de la nourriture particulaire par rapport au milieu naturel.

Cette étude se propose par une autre méthode de vérifier la réalité des faits observés et d'en fournir une explication.

MATERIELS ET METHODES.

Le dispositif d'élevage. (Fig. 1)

Le dispositif a été décrit dans son intégralité dans un article précédent (PORTERES, sous presse). Il est constitué d'un bassin d'élevage comportant neuf compartiments, dont 6 sont utilisés (deux par température). Chacun est équipé d'un tamis de culture. L'écoulement de l'eau est inversée par rapport au système upwelling habituellement utilisé dans les nurseries. La température du bassin de réchauffement est maintenue à 15°C $\pm$ 0,5°C, température identique à celle de l'eau de forage utilisée sur le site pour réchauffement. Le dosage respectif des débits des deux sources d'eau : eau de réchauffement d'une part, et eau de claire de réserve (eau ambiante) d'autre part, permet d'obtenir les gammes suivantes de température :

- 12°C $\pm$ 1,1°C
- 10,5°C $\pm$ 1,1°C
- 8,5°C $\pm$ 1,1°C

Pour les besoins spécifiques de l'entreprise, quand la température ambiante descendait en dessous de 6°C, un apport d'eau de forage était déversé dans la claire de réserve, source

de l'eau ambiante.
Les conditions d'élevage ont été les suivantes : 5 500 juvéniles de taille initiale de 4,5mm sont disposés dans des tamis de diamètre croissant au cours de l'étude. Aucun tamisage n'est effectué au cours de l'expérience. Un entretien de l'élevage est effectué tous les deux jours. Les débits sont de 130 ± 25l par heure et par tamis.
La période de chauffage a duré 3 mois (janvier à mars). Pendant le dernier mois de culture, le système de réchauffement-recyclage était court-circuité et tous les lots étaient élevés sous les mêmes conditions hydrologiques (eau de réserve), la température ambiante rattrapant le niveau de celle des eaux réchauffées.

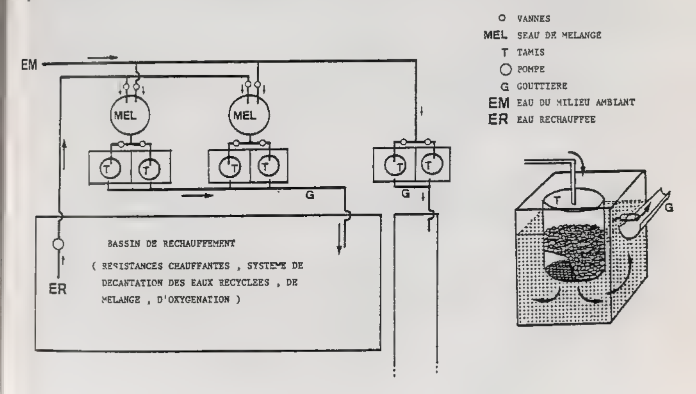


Figure 1 : Schéma simplifié du dispositif expérimental ; coupe d'un bac et son tamis suspendu .

Mesure de la diminution de concentration particulaire dans le milieu.

Tout au long de l'élevage, des prélèvements du milieu ont été effectués en amont et en aval des tamis de chaque lot. Ils ont permis de mesurer une diminution de concentration en matériel particulaire, représentant un taux de rétention global au niveau du tamis.

Plusieurs paramètres sont dosés sur les prélèvements d'eau : chlorophylle a, glucides, lipides, protides particulaires totaux ainsi que seston minéral. Sauf pour ce dernier, les différences de concentration sont rapportées à l'unité de temps et de poids sec organique unitaire de Palourdes, ce qui donne l'expression suivante :

$$\frac{(C_o - C_1) \times 10^3}{N x m}$$ (mg ou µg par g de poids sec organique et par heure).

Avec C_1, concentration finale (μg ou mg par litre)

C_0, concentration initiale (μg ou mg par litre)

D, débit (litre par heure)

m, poids sec organique individuel (mg)

N, nombre d'individus dans le tamis, au moment de la mesure.

Les prélèvements d'eau sont effectués tous les 12 à 15 jours (avec quelques points intermédiaires), à la même heure. Les volumes d'eau de 750ml ou 1 litre, selon les cas, sont siphonnés, préfiltrés à 200 μm et filtrés sur membranes fibre de verre Whatman GF/C.

Les méthodes de dosage sont de type colorimètriques : méthode de Lorenzen pour la chlorophylle, méthode Marsh et Weintein pour les lipides, méthode de Lowry pour les protéines et méthode de Dubois pour les glucides (Anonyme 1983, Razet, D. et Deslous - Paoli, J.M., communications personnelles). Le seston minéral est déterminé par pesée des filtres après séchage des filtres (60°) et calcination (450°).

RESULTATS

Concentrations initiales dans les différents lots :

La figure 2, montre l'évolution des concentrations des différents paramètres particulaire de l'eau au cours de l'expérience. Pendant le dernier mois, une seule courbe illustre les concentrations particulaires dans l'eau, car c'est la même eau ambiante qui circule dans les trois groupes de lots. La tendance générale est à l'augmentation des valeurs des différents paramètres du début à la fin de l'expérience.

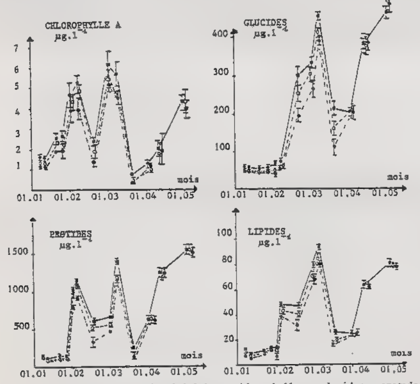


Figure 2 : Concentration initiale en chlorophylle a, glucides , protides et lipides particulaires totaux dans l'eau ($\mu g.l^{-1}$) aux trois gammes de température d'élevage (●— 12,5°C; o-- 10,5°C; ■— milieu ambiant) au cours du temps . Le dernier mois ne comporte qu'une courbe , tous les lots étant élevés dans la même eau .

Différentes variations ponctuelles sont observées pour chacun de ces paramètres. Les principaux pics de concentration ont lieu au début des 2,3 et 4èmois d'expérience. Les valeurs maximales observées sont de 6 à 7 $\mu g.l^{-1}$ pour la chorophylle a, $1,4 mg.l^{-1}$ en protides, $0,5 mg.l^{-1}$ en glucides et $0,1 mg.l^{-1}$ en lipides.

Pendant les trois mois hivernaux (janvier, février, mars) où le circuit de réchauffement est utilisé, les concentrations des différents paramètres particulaires sont significativement plus faibles dans les eaux réchauffées que dans l'eau ambiante. Ceci est conforme à ce que l'on pouvait attendre, puisque le réchauffement correspond à une dilution de l'eau ambiante par une eau de recyclage appauvrie par son passage préalable sur le naissain. Le tableau 1 fait apparaître les résultats du test d'analyse de variance à deux facteurs pour chaque paramètre, mettant en évidence l'effet de la dilution par le système de réchauffement-recyclage de l'eau sur les concentrations particulaires initiales.

CHLOROPYLLE A	F obs = 27,791***	F théorique (2/18) = 10,39
PROTIDES	F obs = 22,912***	
GLUCIDES	F obs = 27,984***	*** significatif à p < 0,001.
LIPIDES	F obs = 140,321***	

TABLEAU 1 : Effet de dilution par le système de réchauffement-recyclage : Test d'analyse de variance à 2 facteurs (dilution et échantillonnage) sur les valeurs log. nep. des concentrations initiales des paramètres particulaires des eaux d'élevage. Résultats représentés : test du facteur dilution (interaction facteur dilution-facteur échantillonnage).

En fait, il apparait que la quantité de particules retenue au niveau des tamis est faible par rapport à la concentration initiale ; en effet, après remélange avec l'eau ambiante de réserve, la concentration particulaire (pour les quatre paramètres biotiques dosés) de l'eau réchauffée à 12,5°C atteint en moyenne 77,2% de la teneur ambiante (82,6% en ne tenant pas compte des 2 minima de concentration du 20.02 et du 19.03). Dans l'eau mitigée à 10,5°C, le pourcentage est de 88,3% vis à vis de la teneur particulaire ambiante (91,1% sans les 2 minima du 20.02 et du 19.03). Ces pourcentages sont obtenus de deux manières : soit en effectuant le rapport entre les concentrations initiales soit en calculant de façon théorique la concentration particulaire dans le bassin de réchauffement à partir des pourcentages de rétention sur les tamis des lots en eau réchauffée et en appliquant les proportions de mélange de l'eau de réchauffement et de l'eau ambiante (2/3-1/3 à 12,5°C et 1/3-2/3 à 10,5°C). Les deux modes de calcul aboutissent à des résultats identiques.

Le taux de rétention du seston minéral peut être une mesure de la rétention passive des matières particulaires totales au niveau du tamis (Héral, communication personnelle). Celui-ci n'a représenté que 2 à 4% de la concentration initiale dans chaque lot tout au long de l'expérience. Nous verrons dans la discussion l'importance de cette observation.

Corrélation entre baisse de concentration après passage au travers des tamis et concentration initiale.

Nous avons rapporté la baisse de concentration après passage au travers des tamis au poids sec organique de Palourdes et au temps, afin que dans le calcul des coefficients de corrélation avec les concentrations initiales, le rôle de la croissance des juvéniles de Palourdes soit minimisé.

Le calcul des coefficients de corrélations est effectué sur les logarithmes népériens des valeurs pendant les trois mois de réchauffement (janvier à mars).

Le tableau 2 et la figure 3 présentent respectivement, pour chaque paramètre biotique, les valeurs des coefficients de corrélation et des pentes.

	12,5°C	10,5°C	8,5°C
CHLOROPHYLLE A	0,795***	0,921***	0,758***
PROTIDES	0,061***	0,866***	0,777***
GLUCIDES	0,863***	0,842***	0,767***
LIPIDES	0,755***	0,763***	0,975***

TABLEAU 2 : Coefficient de corrélation entre les log. nép. rétentions (= différence de concentration par heures et par g de poids sec organique) et les log. nép. concentrations initiales dans le milieu (*** : $p < 0,001$).

Les corrélations entre baisse de concentration et concentration initiale sont fortement significatives, pour les 4 paramètres mesurés (chlorophylle a, protides, lipides, glucides) et aux trois conditions expérimentales de température. Plus la concentration initiale augmente dans le milieu, plus la part de matériel particulaire retenue au niveau du tamis est importante.

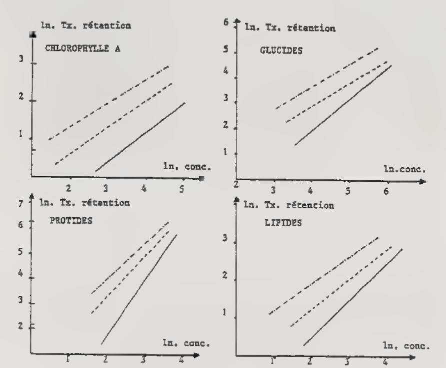


Figure 3 : Droites de régression des valaeurs log. nep. des taux de rétention ($y = \mu g.h^{-1}.g^{-1}$ poids sec organique) en fonction des valeurs log. nep. des concentrations ($x = \mu g.l^{-1}$) de 4 paramètres particulaires de l'eau : chlorophylle a, glucides, protides, lipides aux 3 gammes de température d'élevage : -·-·- 12,5°C; - - - 10,5°C; —— milieu ambiant.

Les relations mises en évidence ne sont valables que dans l'intervalle des concentrations relevées. L'examen des courbes de la figure 3 nous montre également que, pour quatre paramètres dosés, et à concentrations égales, le gain de température permet une ré-

tention plus importante du matériel nutritif particulaire au niveau du tamis.

La part d'explication de la variance de la baisse de concentration par celle de la concentration initiale (mesurée par le carré du coefficient de corrélation) est de 71,1% à 12,5°C, 71,9% à 10,5°C et 67,1% en eau ambiante. En d'autres termes, les variations du taux de rétention global de particules au niveau des tamis sont gouvernées à 70% en moyenne par celles de la concentration initiale. Ceci met en évidence le rôle prépondérant de la concentration initiale sur la quantité de nourriture retenue au niveau des tamis.

Pour chacun des paramètres particulaires dosés, les pentes enregistrées aux trois gammes de température ne sont pas significativement différentes entre elles au seuil de 5% de risque (sauf pour les protides et les lipides entre les lots à 12,5°C et 8,5°C où les rapports différence des moyenne/erreur standart à la moyenne, respectivement de 2,316 et 2,365 sont significatifs à $p < 0,05$).

DISCUSSION

Le dispositif expérimental, situé au sein d'une installation commerciale, ne permettait pas d'avoir la précision d'une expérience en laboratoire.

Les concentrations initiales pour les différents paramètres particulaires subissent des variations plus ou moins importantes au cours de l'élevage : les blooms phytoplanctoniques, la dilution du milieu par entrée d'eau moins riche en phytoplancton correspondent vraisemblablement aux extrêmes que nous avons notés. Néanmoins, ces variations et les teneurs maximales sont de l'ordre de celles relevées dans d'autres bassins des marais voisins (Zanette et Garnier 1981, Héral et al. 1981, Nedhif 1984).

D'autre part, la méthode que nous avons été contraints d'utiliser, pour estimer un taux de rétention global de particules au niveau des tamis de culture, peut-être critiquée pour les raisons suivantes :

La différence entre les concentrations initiale et finale, après passage à travers les lots de palourdes, prend en compte des particules : - assimilées,

- retenues passivement sur les tamis, les pélites, les coquilles...
- captées par les sécrétions de mucus ou filtrées par les Palourdes mais non assimilées (pseudofécès, fécès...).

Bodoy et al. (1980) estimaient que des consommations (= rétention biologique), calculées sur la base de la disparition du phytoplancton, sont surestimées, car la baisse de la concentration est en partie dûe à la sédimentation dans les bacs d'élevage. Dans nos expériences, la rétention passive des particules est faible : 2 à 4% de la concentration initiale.

La baisse de concentration avant et après passage par les lots de Palourdes mesure donc approximativement la quantité de matière organique particulaire retenue par les Palourdes elles-mêmes. Rapportée à l'unité de poids sec organique et à l'unité de temps, elle se rapproche donc du "taux de filtration" de Widdows et al. (1979) et de la nourriture "captée" (Anonyme, 1986), avec laquelle nous l'assimilerons.

Parallèlement à cette étude, le suivi de la croissance des juvéniles de Palourdes a été effectué (PORTERES, sous presse). A l'issue des trois mois hivernaux, où le système de réchauffement des eaux était en place, les gains individuels de poids sec organique ont été, respectivement à 12,5°C et 10,5°C et en eau ambiante de 36,4mg, 42,4mg et 29,8mg, valeurs qui sont significativement différentes. Ainsi, à l'issue des trois mois d'expérience

et malgré la dilution de la nourriture particulaire, les Palourdes voient leur croissance améliorée lorsqu'elles sont élevées en eau réchauffée vis-à-vis de celles qui sont maintenues en milieu ambiant. Il faut insister sur le fait que cette dilution,-ainsi que nous l'avons évaluée-est suffisamment faible dans les eaux réchauffées, pour qu'en première approximation nous puissions comparer les lots.

Rappelons, d'autre part, que d'après certains travaux, la croissance des Bivalves en prégrossissement ne se trouve pas ralentie tant que la consommation n'atteint pas 30 à 40% de la concentration initiale (Kirby-Smith 1972, Rhodes et al. 1981, Héral et al. 1982). Or, le taux de rétention au niveau des tamis, (qui englobe la consommation propre des Palourdes) tous paramètres particulaires dosés confondus, et mesurés lors de notre expérience, est de 32,2% chez les lots placés à 12,5°C et de 20,7% chez ceux à 10,7°C.

Il s'en suit que l'on peut raisonnablement considérer comme comparables les conditions nutritives initiales entre les lots aux trois températures expérimentées.

Néanmoins, dans notre expérience, la croissance a été supérieure dans les lots élevés à température intermédiaire (10,5°C) qu'à 12,5°C. Dans le même temps, nous avons étudié la consommation d'oxygène, mesurée par la baisse de concentration en oxygène dissous dans l'eau après passage à travers le tamis de culture (PORTERES, sous presse). Cette consommation s'est avérée bien plus importante chez les lots à 12,5°C que chez ceux élevés à 10,5°C. Cette différence était encore plus marquée vis à vis des lots élevés en eau ambiante.

Enfin, la rétention particulaire au niveau du tamis, estimée par notre méthode, augmente avec le niveau moyen de température d'élevage.

La rétention particulaire par les Palourdes, est donc améliorée par une augmentation de température et suit les fluctuations de concentration initiales (fig. 3). Ces résultats, valables dans les limites de notre expérimentation, sont conformes à ceux rapportés dans la littérature pour de nombreux Bivalves : Macoma balthica (Hummel 1985), Mytilus edulis (Tenore et Dunstan 1973, Foster-Smith 1975, Winter 1978, Widdows et al. 1979) Ostrea edulis (Wilson 1980) et Chloromytilus meridionalis (Griffith 1980).

Ce travail a permis de montrer le rôle prépondérant joué par la température dans la croissance des juvéniles de Palourdes en élevage hivernal dans un marais aquacole à condition que subsiste dans l'eau réchauffée d'alimentation pour 10 à 12°C une quantité de phytoplancton exprimé en matière organique sèche comprise entre 7 et 12mg.l^{-1}(1). L'utilisation de l'eau de forages superficiels (-15, -20 mètres), comme source de réchauffement, est susceptible de se développer dans les marais maritime de la région charentaise où elle s'avèrerait économiquement intéressante lors d'hivers rigoureux ou très pluvieux (afin de compenser de fortes dessalures). L'effet du réchauffement est d'autant plus rentable, qu'une fois les conditions printanières de milieu rétablies, les Palourdes maintenues à la température la plus élevée pendant l'hiver, voient leur croissance considérablement stimulée vis-à-vis des autres lots. (PORTERES, sous presse).

(1) Le site est particulièrement favorable, le bassin d'eau de réserve est suffisamment vaste, avec une très très bonne capacité de renouvellement : ces caractéristiques doivent pouvoir garantir une large richesse spécifique représentative du phytoplancton pendant la période hivernale de notre région : une extrapolation à d'autres sites semblables et voisins doit donc pouvoir être envisagée.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANONYME, 1983 - Fiches biotechniques d'Aquaculture. La Palourde. CNEXO-ISTERM. 81p.

ANONYME, 1986 - Terminologie et méthodologie en physiologie de la nutrition chez les filtreurs. *Vie marine.* (sous presse)

BODOY, A. MAITRE-ALLAIN, T. et RIVA, A., 1980 - Croissance comparée de la Palourde européenne *Ruditapes decussatus)* et de la Palourde japonaise *(Ruditapes philippinarum)* dans un écosystème artificiel méditerranéen. *Vie marine* 2 : 39-51.

BODOY, A., RIVA, A. et MAITRE-ALLAIN, T., 1986 - Comparaison de la respiration chez *Ruditapes decussatus* (L.) et *Ruditapes philippinarum* (A et R) en fonction de la température. *Vie et Milieu* (sous presse)

DE VALENCE, P. et PEYRE, R., 1981 - Elevage de la Palourde en Charente-Maritime. Rapport ADACO, 53 p.

FIALA-MEDIONI, A., 1981 - Synthèse sur la nutrition d'Invertébrés benthiques filtreurs. Rôle écologique et utilisation des données dans les bilans énergétiques. *Océanis,* 7-7 : 787-802.

FOSTER-SMITH, R.L., 1975 - The effect of concentration of suspension and inert material on the assimilation of algae by three bivalves *J. Mar. biol. UK.,* 55 : 411-418.

GRIFFITH, R.J., 1980 - Filtration, respiration and assimilation in the black mussel *Chloromytilus meridionalis. Mar. Ecol. Prog.,* 3 : 63-70

HERAL, M., ZANETTE, Y., DESLOUS-PAOLI, J.M., ROBERT, J.N. et RAZET, D. 1981 - La matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron et ses bassins adjacents (claires) : conséquences pour la nutrition de l'Huître *Crassostrea gigas.* Colloque UNESCO-SILCO. Bdx (poster)

HUMMEL, H., 1985 - Food intake of *Macoma balthica* (Mollusca) in relation to seasonal changes in the potential food on a flat in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.,* 19 : 52-76.

KIRBY-SMITH, W.W., 1972 - Growth of the bay scallop : the influence of expérimental watter currents. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 8 : 7-18.

LANGTON, R.W., WINTER, J.E. et ROELS, O.A., 1977 - The effect of ration size on the growth efficiency of the bivalve mollusc *Tapes japonica. Aquaculture,* 12 : 283-292

LUCAS, A., 1977 - Culture of the Manila clam *Venerupis semidecussata R.* from hatchery reared spat. Actes et Colloques CNEXO, 4 : 317-330.

MAITRE-ALLAIN, T., 1982 - Influence du milieu sur la croissance de deux palourdes *(Ruditapes decussatus et Ruditapes philippinarum)* dans l'étang de Thau (Hérault). *Vie Marine,* 4 : 37-50.

MANN, R., 1979 - The effect of temperature on growth, physiology and gametogenesis in the Manila clam, *Tapes philippinarum* (A et R) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.,* 38 : 121-133.

NEDHIF, M., 1984 - Elevage de *Ruditapes philippinarum* dans le bassin de Marennes-Oléron : Relation trophique et bilan énergétique. Thèse Spé. Dipl. Ing. Pisc. INAT.

OHBA, S., 1959 - Ecological studies in the natural population of a clam, *Tapes japonica*, with special reference to seasonal variation in the size and structure of population and to individual growth. *Biol. J. of Okayama Univ.*, 5 : 13-42

PORTERES, G., 1986 - Contribution à l'amélioration de la culture des naissains de palourdes japonaises (*Ruditapes philippinarum*, (A et R) : Réchauffement hivernal de l'eau et appoint de nourritures. *Haliotis*, 15 : (sous presse)

RHODES, E.W., GOLDBERG, R. et WIDMAN, J.C., 1981 - The role of raceways in mariculture system of the bay scallop, *Argopecten irradians*, and the surf clam, *Spisula solidissima* in : C. Claus, N. de Pauw et E. Jaspers (Ed.) Nursery culture of Bivalves Molluscs. *Eur. Maricult. Soc. spéc. Publ.*, 7 : 227-251

RODHOUSE? P.G., OTTWAY, B. et BURNELL, S.M., 1981 - Bivalve production and food chain efficiency in an experimental nursery system. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, 61 : 243-256.

SAINT-FELIX, C., BAUD, J.P., et HOMMEBON, P. 1984 - Diversification de la production conchylicole. Elevage de la Palourde japonaise en Baie de Bourgneuf. *Sc. et Pêche*, 344 : 2-22.

TENORE, K.R. et DUNSTAN, W.M., 1973 - Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. *Mar. Biol.*, 21 : 190-195

WIDDOWS, J., FIETH, P. et WORRALL, C.M., 1979 - Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 50 : 195-207.

WILSON, J.H., 1980 - Particle relation and selection by larvae and spat of *Ostrea edulis* in algal suspension. *Mar. Biol.*, 22 : 317-328.

WINTER, J.E., 1976 - Feeding experiments with *Mytilus edulis* L. at small laboratory scale. II. The influence of suspended silt in addition to algal suspension on growth. In : G. Persoone et E. Jaspers. Proc. 10th. Europ. Symp. Mar. Biol. Universa Press. Wetteren, 1 : 583-600.

ZANETTE, Y. et GARNIER, J., 1981 - Etudes préliminaires de l'impact d'Huîtres *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage sur la biomasse des microorganismes des claires de Marennes-Oléron. Note au CIEM. CM. 1981/L : 14.

HALIOTIS, 16 (1987) : 257 - 266

ECHANGES D'ACIDES AMINES LIBRES ENTRE LES LARVES DE *MYTILUS EDULIS* ET LE MILIEU D'ELEVAGE

par

ALDANA ARANDA D., LE ROUX S., MANAGAU L.M. & LUCAS A.

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences. 29287 BREST Cedex (France)

ABSTRACT : EXCHANGE OF DISSOLVED FREE AMINOACIDS BETWEEN *Mytilus edulis* LARVAE AND SEAWATER

Ten amino acids quantified by HPLC, were observed in the seawater used for the rearing of *Mytilus edulis* larvae. Measurements were done daily for 19 days, from day 2 to day 20 on fed and unfed larvae. Repeated measurements were taken all day on day 4 and day 11. Amino acid exchanges between larvae and seawater occur according to a circadian rythm, which persists but at a lower level during starvation. The variations of amino acid concentrations are negligible in algal cultures, in fresh filtered seawater and in seawater coming from rearings after withdrawing the larvae. It is concluded that the larval activities actually determine the quantitative variations of amino acids in sea water used for rearings.

Key words : Amino acids, bivalves larvae, osmotrophy.

RESUME :

La présence de 10 acides aminés a été observée et quantifiée par la méthode HPLC dans l'eau d'élevage de larves de *Mytilus edulis*. Ces mesures ont été effectuées quotidiennement du 1er au 20ème jour soit sur un élevage recevant un apport d'algues unicellulaires, soit sur un élevage à jeun. Le 4ème et le 11ème jour, plusieurs mesures ont été effectuées au cours de la même journée. Dans les deux cas, les acides aminés ont été échangés selon un rythme circadien entre le milieu d'élevage et les populations larvaires. Ce rythme persiste, mais il est atténué, dans les élevages à jeun. Les variations de concentration d'acides aminés, mesurées dans le milieu algal, dans l'eau de mer fraîchement filtrée et dans l'eau issue d'élevages mais sans les larves, sont négligeables. Ceci confirme que c'est bien l'activité des larves qui détermine les variations quantitatives des acides aminés dans les élevages.

Mots-clés : Acides aminés dissous, larves de bivalves, osmotrophie.

INTRODUCTION

L'absorption de substances organiques dissoutes par les larves de Bivalves a été étudiée par divers auteurs qui ont, par différentes techniques, établi un certain nombre de constats. Crane et al. (1957) ont montré que les larves de *Mactra* incorporaient du glucose marqué au ^{14}C, Fankboner et Deburgh (1977) ont étudié l'utilisation d'un exudat d'algues par des larves de *Crassostrea gigas*, Rice et al. (1980) ont montré une utilisation d'acides aminés marqués au ^{14}C par des larves d'*Ostrea edulis* et plus récemment, au moyen d'isotopes radioactifs ou par analyse HPLC, l'absorption d'acides aminés dissous a été constatée sur des larves de *Crassostrea gigas, Ostrea edulis* et *Mytilus edulis* (Manahan et Crisp, 1982, 1983 ; Manahan 1983a et b ; Manahan et Richardson, 1983 ; Stephens et Manahan, 1984).

Il faut cependant remarquer que dans les travaux cités :

1 - toute l'attention a porté sur l'influx, tandis que le phénomène inverse (passage de substances organiques de la larve vers le milieu extérieur) a été peu approfondi

2 - les concentrations en substances organiques dissoutes ont été dans la plupart des expériences bien supérieures aux concentrations habituelles de l'eau de mer naturelle ;

3 - La durée des expériences a toujours été brève (inférieure ou égale à 360 minutes).

Ces constatations nous ont amené à concevoir un modèle expérimental basé sur l'analyse des échanges d'acides aminés dissous entre les larves de *Mytilus edulis* et le milieu d'élevage, en utilisant des milieux ayant des concentrations initiales faibles en acides aminés, en réalisant les analyses tout au long de la vie larvaire (20 jours) et en étudiant de près (à deux reprises) la dynamique des échanges sur 24 heures, chez des larves nourries ou non nourries.

MATERIEL et METHODES

- Dispositions générales

Le laboratoire, où ont eu lieu les expériences, ne possédant pas d'eau de mer courante, celle-ci a été pompée, transportée et stockée dans une cuve de 3 m^3. La durée de ce stockage a varié de 1 jour à 2 semaines au maximum. Pour toutes les expériences, l'eau ainsi stockée a été préalablement filtrée sur cartouche CUNO ayant une porosité d'environ 0,2 μm.

Des larves de *Mytilus edulis* âgées de 2 jours ont été placées dans des bacs en PVC de 10 litres, maintenus à une température de 16°C ± 1°C. Une quantité égale de véligères (330000) ont été réparties dans deux bacs. Le premier lot, E1 recevait une ration journalière d'*Isochrysis galbana*, à raison de 2000 cellules par larve. Le second lot, E2, était maintenu à jeun. Le renouvellement d'eau et l'apport phytoplanctonique ont été réalisés quotidiennement à 8 heures du matin.

Pour éviter des contaminations susceptibles d'entraîner des erreurs au niveau du dosage des acides aminés, de sévères précautions ont été prises, en particulier lors des étapes de stockage et d'analyse. Ainsi, la verrerie utilisée a été lavée au mélange sulfochromique, rincée plusieurs fois à l'eau distillée puis passée au four à 450°C pendant 24 heures. Compte tenu de la présence de fortes teneurs d'acides aminés sur la peau (Hodgin et al. 1983), toutes les manipulations ont été faites en utilisant des gants. Les prélèvements d'eau à analyser ont été placés dans des flacons de 50 ml (type pyrex avec bouchon à vis en polyéthylène) préalablement nettoyés et passés au four. Puis, ces derniers ont été immédiatement congelés dans l'azote liquide (- 170°C), puis stockés au congélateur à - 32°C.

Les teneurs en acides aminés libres et dissous individuels ont été déterminées en utilisant la méthode d'analyse par fluorescence après dérivation pré-colonne par l'o-phtaldialdéhydeselon Lindroth et Mopper (1979) après séparation chromatographique : HPLC sur colonne de silice greffée octadécyle phase inverse, selon le protocole décrit par Managau et Madec (1985). Une centrifugation à 5000 tours/mm pendant 5 minutes a permis de séparer les cellules algales du milieu de culture sur lequel des analyses similaires étaient réalisées. Il a été vérifié que ce traitement, ne détruit pas les algues et, en conséquence, qu'il n'existe pas d'apport supplémentaire d'acides aminés dû à la manipulation.

En outre, sur chaque échantillon d'eau de mer, la numération de la flore bactérienne totale, a été effectuée au microscope à épifluorescence. Les échantillons des bacs E1 et E2 ont été préalablement formolés, colorés à l'acridine orange à une concentration de 0,01 % pendant 2 minutes, puis filtrée sur membranes nuclépores de 0,2 μm, noircies au noir d'Irgalan (Hobbie et al. 1977).

- Observations de longue durée

Les expériences ont été conduites du 1er au 20ème jour, les jours d'élevage ont été désignés de J1 à J20. Les prélèvements d'eau ont été réalisés tous les jours au bout de 24 heures, avant le changement quotidien d'eau. Ceci a été effectué pour les deux séries expérimentales : larves nourries (lot E1) et larves à jeun (lot E2).

- Observations sur 24 heures

Pour le 4ème (J4) et le 11ème (J11) jour d'élevage, des prélèvements ont été effectués au cours des 24 heures. Ceux-ci ont eu lieu après le changement quotidien d'eau et la distribution de nourriture. Les prélèvements ont été réalisés au bout d'une heure (H1), trois heures (H3), huit heures (H8) et 24 heures (H24) sur les élevages E1 et E2. Parallèlement, aux mêmes heures, des prélèvements témoins ont été réalisés sur de l'eau originaire de E1 et E2, conservés en absence des larves. D'autres prélèvements ont été effectués sur l'eau de la cuve de stockage filtrée à 0,2 µm, ainsi que sur les cultures d'algues.

RESULTATS

- Considérations générales

. Nature des acides aminés détectés :

21 acides aminés libres dissous ont été identifiés. Parmi ceux-ci, quatre groupes peuvent être établis :

- l'ornithine, la taurine, la lysine, l'arginine, la tyrosine et l'acide γ-aminobutyrique ne se présentent pas systématiquement dans tous les échantillons analysés. En plus ce sont des acides aminés difficiles à quantifier.

- la leucine, l'isoleucine, la phénylalanine et l'histidine sont présents en traces pas toujours identifiables.

- la glycine et la thréonine d'une part, la valine et la méthionine d'autre part, forment des ensembles indissociables sur les spectres et sont donc quantifiées ensemble sous les termes (GLY + THR) et (VAL + MET).

- le tryptophane (TRP) est apparu seulement en traces et jamais avant le 11ème jour d'élevage (J11).

En définitive, seuls l'acide aspartique (ASP), l'acide glutamique (GLU), la sérine (SER), l'asparagine (ASN), l'alanine (ALA), la glutamine (GLN), la glycine et la thréonine (GLY + THR), la valine et la méthionine (VAL + MET) ont été pris en considération. Parmi ces acides aminés ASP, GLU, ALA sont apparus dès le 1er jour tandis que les autres ne sont apparus que le 4ème jour.

. Etude quantitative des acides aminés détectés :

L'eau de stockage, utilisée dans les expériences, s'est révélée très pauvre en acides aminés par rapport à l'eau de mer naturelle (Tableau 1). Les valeurs pour deux temps de stockage (qui correspondent aux temps d'élevage puisque l'eau a été mise en stockage le jour où la fécondation a eu lieu) montrent que la quantité d'acides aminés est déjà très faible au bout de quatre jours et que cette quantité diminue légèrement du 4ème au 11ème jour (Tableau 1).

En utilisant un bac d'eau de mer dépourvu de larves, on a mesuré la quantité d'acides aminés résultant de l'introduction quotidienne de 150 ml d'*Isochrysis galbana*, comme cela

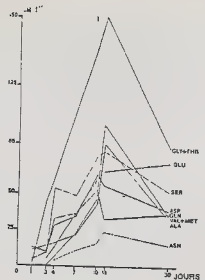


Figure 1 - Variations, au cours de la vie larvaire, des concentrations en acides aminés, dans l'élevage nourri (E1).

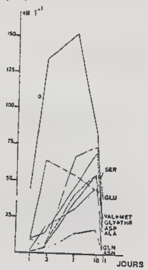


Figure 2 - Variations, au cours des 11 premiers jours de la vie larvaire, des concentrations en acides aminés dans l'élevage non nourri (E2).

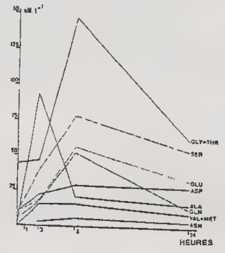


Figure 3 - Variations journalières, chez des larves de 4 jours, des concentrations en acides aminés dans l'élevage E1.

se pratique dans les élevages E1. Cette introduction n'apporte pas plus de 0,3 nM l^{-1}, ce qui correspond à une augmentation tout à fait négligeable de la concentration en acides aminés.

Ainsi, dans l'eau des élevages, même lorsqu'il y a apport de nourriture, les concentrations en acides aminés sont extrêmement faibles à l'origine.

ACIDES AMINES	ASN + GLN	SER	GLY + THR	ALA + ARG	VAL + MET
Eau après 4 jours de stockage	30	10	4	20	0
Eau après 11 jours de stockage	26	0	3	2	0
Eau de mer naturelle	29	840	788	273	81

Tableau 1 - Comparaison des concentrations d'acides aminés (en nM l^{-1}) mesurées dans l'eau de stockage fraîchement filtrée sur filtre CUNO d'environ 0,2 µm et dans l'eau de mer naturelle prélevée à la même époque (automne) et filtrée sur filtre Whatman GF/C de 1 µm. L'eau de stockage et l'eau naturelle sont exactement de même origine : Sainte-Anne du Portzic, en rade de Brest.

- Observations de longue durée

. Concentrations journalières en acides aminés :

La durée d'expérimentation pour l'élevage E1 (nourri) a été de 20 jours, avec un taux de mortalité final de 54 %. L'élevage E2 (à jeun) a aussi duré 20 jours, mais présentait plus de 90 % de mortalité au 20ème jour, ce qui correspondait à une densité extrêmement faible de larves vivantes. C'est pourquoi seuls les 11 premiers jours ont été pris en considération, la mortalité au 10ème jour étant de 43 %. Rappelons que les mesures de concentration en acides aminés ont chaque jour été réalisées à H24, juste avant le changement d'eau quotidien.

Dans l'élevage E1, les concentrations des acides aminés analysés augmentent journellement jusqu'au 10ème ou 11ème jour et ensuite diminuent jusqu'au 20ème jour (Figure 1). Dans l'élevage E2, après une augmentation initiale des concentrations en acides aminés, on constate une diminution plus échelonnée : le 3ème jour (GLN), le 7ème jour (GLY + THR) et surtout le 10ème jour.

Les variations des concentrations journalières (à H24) des acides aminés totaux sont exprimées dans le tableau 2. La signification de l'évolution des concentrations journalières des acides aminés observés dans les élevages au cours du temps sera discutée ultérieurement.

. Densités bactériennes dans les élevages : (Tableau 3)

Les résultats des numérations bactériennes effectuées sur les deux élevages à H24 montrent que l'élevage nourri (E1) comporte une plus forte densité bactérienne que l'élevage non nourri (E2) et que l'eau de la cuve de stockage. Cependant, les différences restent faibles et les résultats obtenus sont dans les normes habituelles des élevages expérimentaux.

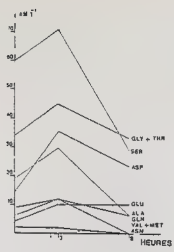


Figure 4 - Variations journalières, chez des larves de 4 jours, des concentrations en acides aminés dans l'élevage E2. L'absence de résultat à H24 n'est dû qu'à une déficience technique.

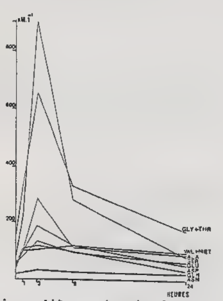


Figure 5 - Variations journalières, chez des larves de 11 jours, des concentrations en acides aminés dans l'élevage E1.

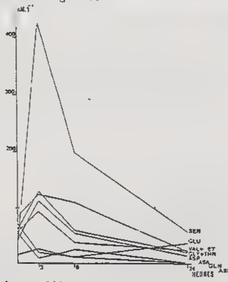


Figure 6 - Variations journalières, chez des larves de 11 jours, des concentrations en acides aminés dans l'élevage E2.

JOURS DE PRELEVEMENT	J1	J3	J4	J7	J10	J11	J20
E1	28	81	216	321	516	616	335
E2	75	326		440	449	181	

Tableau 2 - Evolution au cours du temps des concentrations journalières totales (en nM l^{-1}) des acides aminés analysés à H24 dans l'eau des élevages E1 et E2.

JOURS DE PRELEVEMENT	J1	J3	J4	J7	J10	J11	J20
E1	4,6	3,9	4,3	2,2	0,8	4,8	3,3
E2		0,7	0,1	1,6	3,1	0,2	1,1
Cuve	0,5	0,4				0,4	1,4

Tableau 3 - Densités bactériennes (10^6 bactéries/ml) dans les élevages (E1 et E2) et la cuve de stockage de l'eau de mer.

- Observations sur 24 heures

. Elevages contenant des larves :

Les concentrations des acides aminés ont été mesurées à deux reprises sur un cycle de 24 heures, pour des véligères âgées de 4 et 11 jours.

Chez les véligères âgées de 4 jours et nourries (E1), la quantité d'acides aminés du milieu a augmenté après le changement d'eau (H0) jusqu'à H3 pour l'alanine et H8 pour les autres acides aminés. Ensuite, une diminution a été observée jusqu'à H24 (figure 3).

Pour les larves de 4 jours non nourries (E2), la quantité d'acides aminés dans le milieu augmente de H0 à H3, pour ensuite diminuer à des concentrations inférieures à 20 nM l^{-1} à H8 (Figure 4). Au-delà de ce temps, il n'y a pas eu de mesures effectuées à H24.

Pour les véligères de 11 jours, les variations au cours de la journée sont similaires, aussi bien sur les élevages nourris (Figure 5) que non nourris (Figure 6).

A 4 jours et à 11 jours, la concentration maximale en acides aminés dans le milieu est deux fois plus élevée dans E1 que dans E2 (Tableau 4). Sur ce même tableau, on constate que la concentration maximale des élevages de 11 jours est quatre à cinq fois plus élevée que dans les élevages de 4 jours, aussi bien pour les larves nourries qu'à jeun.

ELEVAGE \ JOURS	J4	J11
E1	466 (H8)	2 180 (H3)
E2	216 (H3)	957 (H3)

Tableau 4 - Concentrations maximales du total des acides aminés analysés, qui ont été observées sur des élevages nourris (E1) ou à jeun (E2) au 4ème (J4) ou 11ème jour (J11). Les valeurs maximales apparaissent à la 3ème heure (H3) ou à la 8ème heure (H8).

. Elevages ne contenant pas de larves :

Des bacs similaires à ceux contenant des larves ont été suivis sur les mêmes bases que précédemment : il n'y a aucune variation de la concentration en acides aminés dans de l'eau de mer issue des élevages, que ceux-ci aient reçu ou non de la nourriture.

DISCUSSION

Le protocole expérimental que nous avons choisi se différencie considérablement des types d'expériences consacrés à l'influence des acides aminés dissous sur les larves d'Invertébrés comme cela a été montré dans l'introduction.

En conséquence, il est nécessaire de bien préciser la signification des résultats obtenus. Dans ce sens, une série de remarques préliminaires s'impose :

1. La concentration en acides aminés de l'eau de la cuve est très faible dès le 4ème jour et encore plus les jours suivants (Tableau 1).

2. La concentration d'acides aminés apportée par la nourriture (milieu algal) n'étant au maximum que de 0,3 nM l^{-1}, il n'y a pratiquement aucune différence entre élevage nourri et non nourri en ce qui concerne la concentration initiale des acides aminés.

3. Inversement, dans les élevages nourris, l'influence de l'activité des algues n'a pas pour conséquence une absorption supplémentaire d'acides aminés par ces algues, comme l'ont montré les expériences témoins réalisés avec ou sans nourriture en absence de larves.

4. L'influence des bactéries apparaît aussi négligeable puisque dans les expériences témoins citées ci-dessus, les bactéries présentes dans l'eau (avec ou sans algues) ne provoquent aucune fluctuation des concentrations en acides aminés au cours de 24 heures. Les travaux de Manahan et Richardson (1983), qui ont montré que la présence de bactéries dans un élevage ne modifie pas le taux d'absorption des substances dissoutes par les larves, confirment cette observation.

- Observations de longue durée

D'après ce qui précède, il apparaît que les variations des concentrations en acides aminés dans les élevages ne dépendent que de l'activité des larves, qu'elles soient nourries ou non. Cette activité des larves varie au cours des 20 jours d'élevage : d'une part, par suite de leur augmentation de taille, d'autre part, par suite de la diminution du nombre d'individus, en raison du taux de mortalité. Le tableau 5 explicite cette évolution.

JOURS	J1	J11	J20
Taille moyenne des larves (1)	100 µm	135 µm	180 µm
Poids de matière organique par larve (1)	63 ng	122 ng	212 ng
Nombre de larves dans E1	330 000	230 000	150 000
Nombre de larves dans E1	330 000	190 000	30 000

Tableau 5 - Evolution de la taille des larves et nombre de larves dans les élevages E1 et E2 au cours du temps.
(1) données établies sur *Mytilus edulis* dans les mêmes conditions d'élevage, par Aldana (1984).

D'après le tableau 5, on peut comprendre que les concentrations d'acides aminés, mesurées à 24 heures, augmentent jusqu'au 11ème jour parce que les larves augmentent substantiellement de taille, tandis que leur nombre ne diminue pas considérablement. Par contre, entre le 11ème et le 20ème jour, le rythme de croissance diminue légèrement et le taux de mortalité s'accentue un peu, ce qui pourrait expliquer la légère diminution enregistrée du 11ème ou 20ème jour.

- <u>Observations sur 24 heures</u>

Sur les élevages nourris ou non nourris, on observe que les concentrations en acides aminés varient selon un rythme circadien. Ce rythme dépend évidemment des conditions expérimentales qui comportent chaque jour un changement d'eau et un apport de nourriture (pour E1) au temps H0. Cependant, le fait remarquable est l'augmentation importante de la plupart des concentrations en acides aminés, qui apparaît entre H3 et H8. Ce phénomène concerne aussi bien les élevages E1 et E2, même si les variations des concentration sont plus faibles dans les élevages non nourris.

On peut supposer que la cause première du rejet d'acides aminés entre H3 et H8 est due au stress provoqué par les minipulations lors du changement d'eau : siphonage, filtration sur tamis, passage en éprouvette, puis retour dans l'eau d'élevage. Ce stress concernerait aussi bien E2 que E1.

Le supplément de rejets d'acides aminés dans les élevages nourris pourrait avoir pour cause une perte de substances dissoutes au cours de l'alimentation. Sur des larves de Gastéropodes, Pechnik (1979) a montré qu'une partie de la nourriture particulaire ingérée était "perdue" sous forme soluble dans le milieu. Un phénomène similaire n'est pas à exclure pour les larves de *Mytilus edulis* et expliquerait la plus forte concentration en acides aminés dans les élevages nourris.

Le phénomène de réabsorption constaté dans les deux élevages aux deux jours d'expérience (J4 et J11) apporte une preuve supplémentaire de la réalité des échanges milieu-organismes marins concernant les substances organiques dissoutes. Les constats faits dans la présente expérience sont d'autant plus intéressants que les taux d'acides aminés dans le milieu étaient bien plus faibles que ceux qui ont été jusqu'ici signalés dans des expériences concernant les larves de Mollusques.

Enfin, on constate dans nos expériences un gain net négatif en acides aminés pour les larves : ce constat ne peut pas être mis en opposition avec un gain net positif, observé par d'autres auteurs (Rice et al., 1980 ; Manahan, 1983a et b ; Stephen et Manahan, 1984), puisque dans les conditions particulières de notre expérience, le taux initial en acides aminés était insignifiant dans l'eau d'élevage, et donc, en cela différent des conditions naturelles habituelles.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALDANA ARANDA D., 1984 - Croissance et composition chimique élementaire de larves de *Mytilus edulis* en relation avec la nourriture fournie. J. Rech. Oceanogr., 9(4) : 153-155.

CRANE R.K., KELTCH A.K., WATERS C.P. & CLOWES G.H.A., 1957 - Preliminary studies on the incorporation of glucose-U-C^{14} into the polysaccharide of *Arbacia* and *Mactra* and its inhibition by 4.6-dimitro-o-cresol. Biol. Bull., 113 : 343 (Abstr.).

FANKBONER P.V. & DEBRUGH M.E., 1978 - Comparative rates of dissolved organic carbon accumulation by juveniles and pediveligers of the Japanese oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg). Aquaculture, 13 : 205-212.

HOBBIE J.E., DALEY R.J. & JASPER S., 1977 - Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. Appl. Environ. Microbiol., 33 : 1225-1228.

HODGIN J.C., HOWARD P.Y., BALL D.M., GLOETE C. & DEJAGER L., 1983 - An automated device for in situ post-column derivatization and injection of amino acids for HPLC analysis. J. Chromatogr. Sci., 21 : 503-507.

LINDROTH-MOPPER, 1979 - HPLC determination of subpicomole amounts of amino acids by precolumn fluorescence derivatization with o-phthaldialdehyde. Ana. Chem., 51(11) : 1667-1674.

MANAGAU L.M. & MADEC C.L., 1985 - Dosage par HPLC des acides aminés présents dans le milieu marin. Oceanis, 11(5) : 383-397.

MANAHAN D.T., 1983a - The uptake of dissolved glycine following fertilization of oyster eggs, *Crassostrea gigas* (Thunberg). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 68 : 53-58.

MANAHAN D.T., 1983b - The uptake and metabolism of dissolved amino acids by Bivalve larvae. Biol. Bull., 164 : 236-250.

MANAHAN D.T. & CRISP D.J., 1982 - The role of dissolved organic material in the nutrition of pelagic larvae : Amino acid uptake by Bivalve veligers. Amer. Zool., 22 : 635-646.

MANAHAN D.T. & CRISPT D.J., 1983 - Autoradiographic studies on the uptake of dissolved amino acids from sea water by bivalve larvae. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 63 : 673-682.

MANAHAN D.T. & RICHARDSON K., 1983 - Competition studies on the uptake of dissolved organic nutrient by bivalve larves (*Mytilus edulis*) and marine bacteria. Mar. Biol., 75 : 241-247.

PECHENIK J.A., 1980 - Growth and energy balance during the larval lives of three prosobranch gastropods. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 44 : p. 28.

RICE M.A., WALLIS K. & STEPHENS G.C., 1980 - Influx and net flux of amino acids into larval and juvenile european flat oysters, *Ostrea edulis*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 48 : 51-59.

STEPHENS G.C. & MANAHAN D.T., 1984 - Technical advances in the study of nutrition of marine molluscs. Aquaculture, 39 : 155-164.

HALIOTIS, 16 (1987) : 267 - 282

ECOPHYSIOLOGIE DE LA NUTRITION CHEZ LES MOLLUSQUES CEPHALOPODES

par

Eve Boucaud-Camou

Laboratoire de Zoologie, Université de Caen, 14032 Caen Cedex (France)

ABSTRACT : ECOPHYSIOLOGY OF NUTRITION IN CEPHALOPODS

Nutrition and mode of life : Cephalopods are active predators which hunt mostly crustaceans,fishes and molluscs.The diet and hunting pattern varies according to the mode of life and availability of their prey. Digestion is efficient in cephalopods which can deal with two meals at the same time. It takes longer in benthic species than in nectonic ones. In sedentary species, storage of food in the digestive tract or the possibility of fasting for several weeks are an adaptation to lack of food whereas nectonic species migrate in search of food. Cephalopods secrete powerfull peptidases in relation to their carnivorous diet. Chitinases help in the digestion of crustaceans. Lipases and glucanases have also been detected in the digestive system.

Nutrition and life cycle : During the embryonic phase, the embryo grows using the large amount of yolk. In most cephalopods, the young (post-embryonic phase) have the same mode of life (benthic or pelagic) as the adults. In some species hatchlings are planctonic whereas adults are benthic. The hatchlings catch small crustaceans suited to their size. The internal yolk, still present in hatchlings, help the early young to deal with insufficient food. During the juvenile phase, the animal grows and captures more varied prey and feeds more than the adult. Sexual maturation and reproduction (subadult and adult phases) induce changes in feeding ratios.The facility to adapt feeding to changing and adverse situations, and the efficiency of digestion provide for the high needs of these active animals and has probably contributed to their success.

Key words : ecophysiology, nutrition, digestion, diet, mode of life, life cycle, cephalopods.

RESUME: Nutrition et mode de vie : Les Céphalopodes sont des prédateurs actifs qui chassent des Crustacés, des poissons et des Mollusques. Le régime alimentaire et le mode de capture des proies varient avec le mode de vie et la nourriture disponible. La digestion, efficace (deux repas peuvent être digérés simultanément), est plus longue chez les espèces benthiques. Le stockage de la nourriture dans le tube digestif ou la possibilité de jeûner permet à des espèces peu actives de s'adapter à des conditions défavorables. Les espèces nectoniques qui ont des besoins nutritifs élevés effectuent des migrations trophiques.Les Céphalopodes possèdent des peptidases très puissantes, en rapport avec leur régime alimentaire carnivore. Des chitinases facilitent la digestion des crustacés. Des lipases et des glucanases ont également été détectées dans le système digestif.

Nutrition et cycle de vie :Pendant la phase embryonnaire, l'embryon se développe aux dépens d'importantes réserves vitellines. Chez la plupart des Céphalopodes, les jeunes (phase post-embryonnaire) mènent le même mode de vie (benthique ou pélagique) que les adultes. Toutefois, chez certaines espèces, les nouveaux-nés sont planctoniques alors que les adultes sont benthiques. Les nouveaux-nés capturent des petits crustacés, le vitellus interne fournissant pendant un certain temps un complément nutritionnel. Au cours de la phase juvénile, l'animal va effectuer sa croissance. Il capture des proies plus grosses et plus variées et se nourrit davantage que les adultes. La maturation sexuelle et la reproduction (phases subadulte et adulte) induisent des changements dans la prise de nourriture. La facilité d'adaptation nutritionnelle des Céphalopodes et l'efficacité de leur digestion permettent de subvenir aux besoins nutritifs élevés d'animaux très actifs et ont probablement contribué à leur succès.

Mots clés : écophysiologie, nutrition, digestion, régime alimentaire, mode de vie, cycle de vie, Céphalopodes.

CLASSIFICATION	ESPECES ETUDIEES	HABITAT	PROIES	REFERENCES
NAUTILOIDEA	*Nautilus macromphalus*	benthique	Crustacés benthiques (Anomoures, Brachyoures)	WARD et WICKSTEN (1980)
COLEOIDEA Sepioidea	*Sepia officinalis* *Sepia elegans*	nectobenthique	1. Crustacés benthiques et épibenthiques 2. Poissons téléostéens 3. Mollusques (Céphalopodes)	NAJAI et KTARI (1979) GUERRA (1985)
	Sepiella inermis	benthique	1. Crustacés décapodes (crevettes crabes) 2. Poissons	TANG et KHOO (1974)
	Sepietta oweniana	benthique	Crustacés	BERGSTROM et SUMMERS (1983)
	Rossia pacifica	benthique	Crustacés	BROCCO (1970) ; HOCHBERG et FIELDS (1980)
Teuthoidea	*Loligo pealei*	nectonique, néritique	1. Poissons 2. Céphalopodes 3. Crustacés	VINOGRADOV et NOSKOV (1979)
	Loligo opalescens	nectonique	1. Crustacés (Euphausiacés) 2. Poissons 3. Céphalopodes 4. Vers pélagiques	LOUKASHKIN (1977) KARPOV et CAILLET (1979)
	Illex illecebrosus	nectonique, océanique	1. Poissons + Céphalopodes 2. Crustacés (Euphausiacés)	VINOGRADOV et NOSKOV (1979)
	Illex coindetii	nectonique	1. Poissons 2. Crustacés 3. Mollusques	SANCHEZ (1982)
	Nototodarus gouldi	nectonique	1. Poissons 2. Crustacés 3. Mollusques (Céphalopodes)	O'SULLIVAN et CULLEN (1983)
Octopoda	*Octopus vulgaris*	benthique	1. Mollusques (Gastéropodes, Bivalves) ou Crustacés 2. Crustacés ou Mollusques 3. Poissons 4. Annélides Polychètes	GUERRA (1978) ; SMALE et BUCHAN (1981) , AMBROSE et NELSON (1983)
	Octopus bimaculatus	benthique	1. Mollusques (Gastéropodes, Bivalves) 2. Crustacés 3. Poissons	AMBROSE (1984)
	Octopus dofleini	benthique	1. Mollusques (Gastéropodes, Bivalves) 2. Crustacés	HARTWICK *et al.* (1981)

TABLEAU 1 - REGIME ALIMENTAIRE (OBSERVE DANS LA NATURE) DES CEPHALOPODES

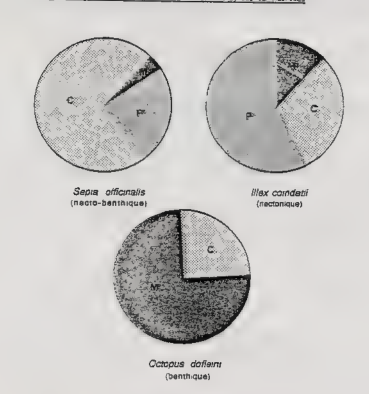


Figure 1 : Régime alimentaire et mode de vie de trois Céphalopodes
(d'après les données de GUERRA, 1985, SANCHEZ, 1982 et HARTWICK et al, 1981). (C : Crustacés, M : Mollusques, P : Poissons).

INTRODUCTION

A la fois proies et prédateurs, les Céphalopodes jouent un rôle important dans les réseaux trophiques des océans, tant au niveau pélagique qu'au niveau benthique (MANGOLD, 1983). Leur importance économique croissante a suscité un certain nombre de travaux récents, notamment sur les régimes alimentaires, tandis que les connaissances sur la physiologie de la digestion se précisaient (voir revue de BOUCAUD-CAMOU et BOUCHER-RODONI, 1983).

Un certain nombre de facteurs abiotiques et biotiques agissent sur la nutrition et la digestion des Céphalopodes, mais les données sur le sujet sont très dispersées. Il nous a paru utile de tenter une synthèse de nos connaissances les plus récentes sur l'écophysiologie de la nutrition chez les Céphalopodes, les facteurs abiotiques étant traités dans la première partie "Mode de vie", les facteurs biotiques - en fait essentiellement des facteurs "internes"- dans la seconde "Cycle de vie".

NUTRITION ET MODE DE VIE

Régime alimentaire

Les Céphalopodes sont des prédateurs actifs qui se nourrissent presqu'exclusivement de proies vivantes, pour l'essentiel des Crustacés, des Poissons et des Mollusques (Tableau 1). Les proportions relatives de ces trois groupes et la nature des espèces consommées varient en fonction de différents facteurs que nous allons envisager successivement à l'aide de quelques exemples.

Mode de vie. Les Céphalopodes benthiques se nourrissent de Crustacés benthiques ou épibenthiques, de Mollusques Bivalves et Gastéropodes et de poissons de fond, les groupes les plus consommés étant les Crustacés et les Mollusques (Tableau 1 et fig. 1). Les poissons forment la fraction la plus importante du régime alimentaire des Céphalopodes nectoniques (Fig. 1). Les Crustacés consommés sont des formes pélagiques (Euphausiacés) et les Mollusques, des Céphalopodes. Certains *Architeuthis* paraîtraient se nourrir essentiellement de Céphalopodes pélagiques, Ommastrephidés et Histioteuthidés (PERES-GANDARAS et GUERRA, 1978). Par ailleurs, le cannibalisme semble fréquent chez certains calmars circulant en bancs lorsque la nourriture vient à manquer (KARPOV et CAILLET 1979 ; VINOGRADOV et NOSKOV, 1979).

Taille. Les régimes alimentaires de *Sepia officinalis* et *S. elegans* en mer catalane comportent une fraction majeure de Crustacés (GUERRA, 1985). Toutefois *S. elegans* consomme moins de Poissons, pas du tout de Mollusques, et une part plus importante de Crustacés Natantia. Il s'agit pour les deux espèces d'animaux adultes. Or, *S. elegans* adulte atteint une taille maximum d'environ 7 cm ML (ML :longueur dorsale du manteau) et *S. officinalis* une taille d'environ 24 cm ML (en baie de Vigo). En fait, les différences dans le régime alimentaire ne sont pas dues à une variation spécifique, mais tout simplement à une différence de taille : les *S. officinalis* juvéniles de 5 à 7 cm de ML ont alors le même régime alimentaire que les *S. elegans* adultes (GUERRA, 1985).

Biotope. En mer catalane, les Crustacés représentent 80 % du régime alimentaire d'*Octopus vulgaris* . Sur les fonds à Posidonies, cette fraction est constituée de 68 % de Décapodes Natantia et de 32 % de Reptantia, tandis que sur les fonds détritiques la proportion s'inverse : 67 % de Reptantia contre 36 % de Natantia et 3 % de Stomatopodes (GUERRA, 1978).

En fait, les Céphalopodes sont des animaux très opportunistes au point de vue de l'alimentation. *Octopus vulgaris* en est un bon exemple. Alors qu'il préfère nettement les crabes il peut se nourrir à peu près exclusivement de Mollusques Bivalves et Gastéropodes (MANGOLD, 1983). Les expériences d'AMBROSE (1984) sur *Octopus bimaculatus* arrivent aux mêmes conclusions.

Certains Octopodes de profondeur ont un régime plus particulier, lié à leur habitat : les Octopodes cirroteuthidés (formes benthopélagiques abyssales) se nourrissent exclusivement de petits Crustacés qu'ils avalent entièrement (ALDRED et *al.*, 1983) ; chez *Bathypolypus arcticus*, espèce benthique bathyale (200-600 m) les Ophiuridés forment plus de 50 % du régime alimentaire qui comprend aussi des Stellérides, des Crustacés et des Vers (O'DOR et MACALASTER, 1983).

Facteurs temporels. Le régime alimentaire peut varier beaucoup suivant les saisons : *Illex coindetii* en mer catalane consomme davantage de Crustacés et plus du tout de Mollusques en hiver (Fig. 2).

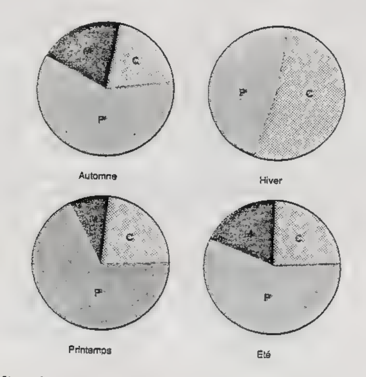


Figure 2 : Variations du régime alimentaire d'*Illex coindetii* (12-14 cm) selon les saisons en mer catalane (graphiques réalisés d'après les données de Sanchez, 1982). (C : Crustacés, M . Mollusques, P : Poissons).

La composition des repas peut également varier suivant la période de la journée. Ainsi *Nototodarus gouldi* (Teuthoïdé) consomme davantage de Crustacés la nuit, de Mollusques le jour ou à l'aube, les poissons formant toujours la part la plus importante du régime alimentaire (O'SULLIVAN et CULLEN, 1983).

Chasse et capture des proies

Habitudes alimentaires. La chasse est pratiquée par poursuite chez la plupart des Céphalopodes. C'est le mode exclusif des Teuthoïdés, alors que certains Céphalopodes benthiques (*Octopus* dans son abri, Octopodes cirroteuthidés) ou necto-benthiques (Seiche enfouie dans le sable) chassent à l'affût, capturant leurs

proies au passage. Comme beaucoup de prédateurs, les Céphalopodes semblant se nourrir de préférence au crépuscule et la nuit. C'est le cas notamment de *Nototodarus gouldi* (O'SULLIVAN et CULLEN, 1983), d'*Illex illecebrosus* (VINOGRADOV et NOSKOV, 1979), du Nautile (WARD et WICKSTEN, 1980) et de la Seiche *Sepia officinalis* (DENTON et GILPIN-BROWN, 1960 ; WELLS, 1965 ; ALTMAN, 1967). D'autres espèces, comme *Loligo pealei* et *Loligo opalescens* seraient d'habitudes plus diurnes (KARPOV et CAILLET, 1979 ; VOVK, 1972).

Détection des proies. Chez la plupart des Céphalopodes, l'attaque est visuellement déclenchée (YOUNG, 1961 ; MESSENGER, 1968). L'oeil camérulaire et le lobe optique très développé des Coléoïdés leur assurent en effet une très bonne vision. Toutefois, les sens tactile et chimique semblent jouer un rôle important dans la détection des proies chez des espèces sédentaires ou peu mobiles. Le Nautile forme un "cone of search" (BIDDER, 1962) avec un groupe de tentacules qui explorent le fond. Les sens tactile et chimique semblent impliqués dans cette recherche de nourriture (HAVEN, 1972). Les bras développés et sensibles des Octopodes jouent un rôle important dans la détection des proies (CHASE et WELLS, 1986).

Les Octopodes cirroteuthidés, espèces abyssales, adoptent la posture de "parapluie ouvert" ("open umbrella-like posture"), les bras étendus dans l'attente d'une proie. Les cirres qui les garnissent seraient des organes tactiles (ROPER et BRUNDAGE, 1972). L'Argonaute, planctonique, nage lentement parmi le plancton ; les bras portent à la bouche toutes les petites proies qu'ils rencontrent (YOUNG, 1960).

Capture des proies. La capture des proies mobiles varie suivant l'anatomie et le mode de vie des Céphalopodes. Les Octopodes benthiques capturent les proies à l'aide de leurs bras, les Teuthoïdés nectoniques à l'aide de leurs tentacules rétractiles, les bras servant par la suite à immobiliser la proie. Les Seiches, necto-benthiques, pratiquent deux modes de capture : le mode "tentacule" et le mode "coiffage" (BOULET, 1958) qu'elles choisissent en fonction des proies disponibles. Les animaux nageant en pleine eau (crevettes, poissons) sont capturés par les tentacules, le "coiffage" (capture à l'aide des bras) étant utilisé pour les crabes. La taille de la proie peut également intervenir dans le choix d'un mode de capture, les petits crabes pouvant être saisis par les tentacules (DUVAL et *al.*, 1984).

La proie capturée est solidement maintenue par les ventouses des bras, puis tuée soit par le venin des glandes salivaires postérieures (Poulpe, Seiche), soit quelque fois chez les calmars par la section de la tête grâce aux puissantes mandibules (BOUCAUD-CAMOU et BOUCHER-RODONI, 1983).

Percement. Il a été indiqué précédemment que le régime alimentaire des poulpes comportait souvent une large proportion de Mollusques testacés, Bivalves et Gastéropodes. Ceux-ci peuvent être extraits vivants hors de leur coquille par la seule force des bras (WODINSKY, 1978). Toutefois, les poulpes sont capables de forer un ou plusieurs petits trous dans la coquille, grâce à l'action mécanique de la radula, des dents de la papille salivaire, et probablement à l'action chimique de la salive (NIXON, 1979, 1980 ; NIXON et *al.*, 1980). Par ces perforations, la salive toxique est injectée et le Mollusque, tué ou paralysé, est extrait bien plus facilement de sa coquille. Le procédé est quelquefois utilisé pour les crabes (BOYLE et KNOBLOCH, 1981).

Digestion

Anatomie de l'appareil digestif. Chez tous les Céphalopodes, le tube

digestif a la forme d'un "U" dont la base est constituée de 2 poches, l'estomac et le caecum . Chacun de ces organes peut être isolé du reste du tube digestif par un système de sphincters et de sillons (BIDDER, 1966). Cette dispositon anatomique permet la digestion simultanée de deux repas.

Chez des espèces sédentaires ou peu mobiles, comme les Octopodidés ou le Nautile, la présence d'un jabot permet de stocker la nourriture. Comme leurs besoins énergétiques sont faibles, ces animaux peuvent parfois jeûner plusieurs semaines (BOUCHER-RODONI *et al.* ,1986). Les espèces nectoniques ont des besoins nutritifs plus élevés en raison de leur grande mobilité (deux fois plus environ pour un calmar que pour un poulpe). Elles ne peuvent supporter un jeûne total de plus de quelques jours, aussi effectuent-elles des migrations, parfois sur de longues distances, pour échapper à des conditions défavorables.

<u>Processus digestifs et mode de vie.</u> Le tableau 2 résume les processus digestifs de quelques espèces de Céphalopodes. On constate que les espèces benthiques (ou necto-benthiques comme la Seiche) ont une durée de digestion nettement plus longue qu'une espèce nectonique telle que *Loligo vulgaris*.

ESPECES ETUDIEES	MODE DE VIE	DUREE DE DIGESTION	ETAT DES ALIMENTS PENETRANT DANS LA GLANDE DIGESTIVE	DIGESTION INTRA-CELLULAIRE DANS LA GLANDE DIGESTIVE	SITES D'ABSORPTION
<u>Nautilus pompilius</u>	Benthique		Fragments d'aliments (3)	?	Glande digestive (3)
<u>Octopus vulgaris</u>	Benthique	16h à 14° (7) 12h à 18-19° (8)	Fluide (2)	?	Caecum (7) Glande digestive (2, 7) Appendices du conduit digestif (7)
<u>Eledone cirrosa</u>	Benthique	20h à 15° (6)	Fluide ? et fines particules ?	Probable (10)	Glande digestive (10)
<u>Sepia officinalis</u>	Necto-benthique	20h à 15° (4)	Fluide et fines particules (2)	Oui (9)	Caecum, glande digestive, appendices du conduit digestif (5)
<u>Loligo vulgaris</u>	nectonique	4-6h à 18° (1)	Ne pénètrent pas (1) Peuvent pénétrer (11)	Non (1) Possible (11)	Caecum (sac caecal) (1) (11) Glande digestive ? (11)

<u>TABLEAU 2</u> - <u>MODE DE VIE ET PROCESSUS DIGESTIFS CHEZ LES CEPHALOPODES</u> (d'après BOUCAUD-CAMOU et BOUCHER-RODONI, 1983, modifié)

REFERENCES.- 1 : BIDDER (1950) ; 2 : BIDDER (1957) ; 3 : BIDDER (1966) ; 4 : BOUCAUD-CAMOU (1973) ; 5 : BOUCAUD-CAMOU et PEQUIGNAT (1973) ; 6 : BOUCHER-RODONI (1975) ; 7 : BOUCAUD-CAMOU <u>et al.</u> (1976) ; 8 : BOUCHER-RODONI et MANGOLD (1977) ; 9 : BOUCAUD-CAMOU et YIM (1980) ; 10 : BOUCHER-RODONI (1981); 11 : BOUCHER-RODONI et BOUCAUD-CAMOU (à paraître).

Ce phénomène tient peut-être au développement du sac caecal, très extensible, qui, chez le Calmar, prolonge l'"organe cilié" (correspondant au caecum spiral des autres Céphalopodes, BIDDER, 1950). Cela permettrait d'augmenter la capacité du caecum et assurerait une absorption plus rapide. La présence d'abondantes inclusions lipidiques dans l'épithélium du sac caecal, en relation avec les étapes de la digestion (BIDDER, 1950 ; BOUCHER-RODONI et BOUCAUD-CAMOU, à paraître), soutiendrait l'hypothèse de la fraction absorbante de cette organe.

Selon BIDDER (1966), l'absence d'absorption au niveau de la glande digestive expliquerait également le raccourcissement de la digestion. En fait, la glande digestive des Loliginidés a la capacité de capter de grosses molécules par pinocytose (comme celle de la Seiche) de sorte qu'un rôle absorbant ne peut être exclu (BOUCHER-RODONI et BOUCAUD-CAMOU, à paraître). La rapidité de la digestion pourrait plutôt s'expliquer par un métabolisme plus élevé : l'abondance et la grande taille des mitochondries à crêtes

tubulaires sont une des caractéristiques les plus frappantes de l'infrastructure de l'appareil digestif des Loliginidés (BOUCHER-RODONI et BOUCAUD-CAMOU, à paraître).

Enzymes digestives. En relation avec leur régime carnivore, les Céphalopodes possèdent de puissantes enzymes protéolytiques, à optimum d'activité dans les pH acides (5) et alcalin (7-8). Certaines d'entre elles ont pu être identifiées (Tableau 3), la plupart d'entre elles dans la glande digestive ou les glandes salivaires postérieures.

On observe également la présence de chitinases, en relation probablement avec un régime alimentaire riche en Crustacés (Tableau 4). Plus surprenant, le système cellulolytique complet (quoique peu actif) serait un système enzymatique "fossile", témoin de l'ancestral régime herbivore des Mollusques (AGNISOLA et *al.*, 1981).

Diverses activités estérasiques ont pu également être mises en évidence (Tableau 5), notamment des lipases, bien qu'aucun émulsifiant n'ait pu être détecté jusqu'ici dans l'appareil digestif des Céphalopodes (VONK, 1962).

NUTRITION ET CYCLE DE VIE

La vie des Céphalopodes a été divisée en plusieurs phases (BOUCAUD-CAMOU et *al.*, 1985 ; BOUCHER-RODONI et *al.*, 1986) que nous allons envisager successivement, les modalités de la nutrition variant au cours de ces différentes phases.

Phase embryonnaire

Les Céphalopodes pondent des oeufs télolécithes d'où sort un jeune, miniature de l'adulte (à quelques détails près). On ne peut pas dire qu'il existe de stade larvaire véritable (BOLETZKY, 1974 a). Toutefois, les oeufs peuvent être de taille plus ou moins importante par rapport à l'adulte. De "gros" oeufs sortent généralement des jeunes benthiques robustes. De "petits" oeufs, des jeunes plus fragiles qui vont aller dans le plancton. Il existe cependant des exceptions à cette règle : chez les Sépioidés à jeunes planctoniques, les oeufs sont relativement gros (BOLETZKY, 1974 a). Au cours du développement embryonnaire, l'embryon se nourrit aux dépens du vitellus, digéré grâce à l'activité enzymatique du syncytium vitellin (BOLETZKY, 1975 ; BOUCAUD-CAMOU et *al.*, 1985). Le vitellus est un complexe glyco-phospho-lipoprotéique (FUJII, 1960 ; DEPRET, 1979 ; BLANCHIER, 1981), très riche en protéines, qui assure le développement rapide de l'embryon (quelques jours à plusieurs mois, BOLETZKY, 1981).

Phase post-embryonnaire.

Chez les Céphalopodes, les jeunes mènent en général la même mode de vie que les adultes . Ainsi des adultes benthiques comme *Eledone moschata* ou necto-benthiques comme la Seiche donnent naissance à des jeunes benthiques, et des adultes nectoniques comme les Teuthoidés ont des jeunes planctoniques ou micronectoniques (le mode de vie étant toujours pélagique, la différence n'existant qu'à cause de la très petite taille des jeunes). Il existe cependant quelques exceptions, certains animaux benthiques, comme *O. vulgaris* ou *E. cirrhosa* ayant des jeunes planctoniques (BOLETZKY, 1977).

Après un délai plus ou moins long après l'éclosion (de quelques heures à quelques jours), les jeunes Céphalopodes vont capturer des proies : nous faisons débuter la phase post-embryonnaire à cette première capture qui marque le début de l'exotrophie (BOUCAUD-CAMOU et *al.*, 1985 ; BOUCHER-RODONI et *al.*, 1986).

ENZYMES	ORGANES	ESPECES ETUDIEES	REFERENCES
Protéines non spécifiques	Lumière du tube digestif Caecum, intestin Glandes salivaires (ant. et post.) Glande digestive, appendices du conduit digestif ("pancréas")	Octopus vulgaris Sepia officinalis Loligo vulgaris Todarodes pacificus	ROMIJN (1935) ; SAWANO (1935) GHIRETTI (1950) , TAKAHASHI (1960) , SAKAGUCHI (1968) , PIGNERO et ROCCA (1969) ; KOZLOVSKAYA et VASKOSKY (1970) ; BOUCAUD-CAMOU (1973, 1974) ; MORISHITA (1972a);MORISHITA et al.(1974) MORISHITA(1974 a) , KOUETA et BOUCAUD-CAMOU (1986)
Dipeptidases	Appareil digestif	Octopus vulgaris	ROMIJN (1935) ; SAWANO (1935)
Chymotrypsine	Fluide digestif Glande digestive Glandes salivaires postérieures	Octopus vulgaris Eledone cirrosa Sepia officinalis	ROTHE et al. (1970) ; BOUCAUD-CAMOU (1974) ; MORISHITA (1974 b et c, 1978) ; BOUCHER-RODONI (1981)
Trypsine	Glande digestive Glandes salivaires postérieures	Loligo vulgaris Octopus vulgaris	PIGNERO et ROCCA (1969) , MORISHITA (1974 b)
Carboxypeptidase A	Glandes salivaires postérieures Glande digestive	Octopus vulgaris Loligo vulgaris	MORISHITA (1974 a, b et c) PIGNERO et ROCCA (1969)
Cathepsines A, B, C	Glande digestive	Octopus vulgaris	MORISHITA(1972, b, c)
Cathepsine B	Glande digestive	Doryteuthis bleekeri	INABA et al (1976)
Peptidyl-D-amino acid hydrolase	Fluide digestif	Loligo vulgaris	d'ANIELLO et STRAZZULLO (1984)

TABLEAU 3 - ACTIVITES PEPTIDASIQUES DECELEES DANS L'APPAREIL DIGESTIF DES CEPHALOPODES

ENZYMES	ORGANES	ESPECES ETUDIEES	REFERENCES
Amylase	Lumière du tube digestif Caecum Glandes salivaires postérieures Glande digestive	Octopus vulgaris Eledone cirrosa Sepia officinalis Loligo vulgaris Todarodes pacificus	ROMIJN (1935); TAKAHASHI (1960) BOUCAUD-CAMOU (1969, 1973) BOUCHER-RODONI (1981)
Maltase	Glande digestive + Appendices du conduit digestif ("pancréas")	Sepia officinalis	ROMIJN (1935)
"Système cellulolytique"	Glande digestive	Octopus vulgaris Eledone moschata Sepia officinalis Sepia elegans Sepiola rondeletti	d'ANIELLO et SCARDI (1971) AGNISOLA et al. (1981)
β 1-4 glucanase	Glande digestive	Octopus vulgaris	FURIA et al. (1974)
β -glucosidase (cellobiose)	Glande digestive	Octopus vulgaris	FURIA et al. (1974)
Chitinase	Estomac Glande digestive	Octopus dofleini Todarodes pacificus	OSHIMA et al. (1930) OKUTANI et KIMATA (1964)
β -N acétylhexosaminase	Glande digestive	Todarodes pacificus	KAWAI et ANNO (1971)
β -N acétylgalactosaminidase	Glande digestive	Todarodes pacificus	ITOH et JOA (1984)
β -glucuronidase	Glande digestive	Todarodes pacificus	KAWAI et ANNO (1971)
Hyaluronidase	Glandes salivaires antérieures Glande digestive	Octopus vulgaris Todarodes pacificus	ROMANINI (1952) KAWAI et ANNO (1971)

TABLEAU 4 - ACTIVITES GLYCOSIDASIQUES DECELEES DANS L'APPAREIL DIGESTIF DES CEPHALOPODES

ENZYMES	ORGANES	ESPECES ETUDIEES	REFERENCES
Estérases non spécifiques	Tube digestif Glandes salivaires postérieures Glande digestive Appendices du conduit digestif ("pancréas")	Sepia officinalis Todarodes pacificus Loligo vulgaris	TAKAHASHI (1960) , KOUETA et BOUCAUD-CAMOU (1986)
Lipases	Fluide caecal Glande digestive Appendices du conduit digestif ("pancréas")	Sepia officinalis	ROMIJN (1935)
Phosphatase alcaline	Glande digestive	Octopus vulgaris	PRINCIPATO et al. (1982)
Phosphatase acide	Glande digestive	Octopus vulgaris	FARINA (1964)
Chondrosulfatase	Glande digestive	Todarodes pacificus	KAWAI et ANNO (1971)

TABLEAU 5 - ACTIVITES ESTERASIQUES DECELEES DANS L'APPAREIL DIGESTIF DES CEPHALOPODES

Si les jeunes Céphalopodes sont immédiatement prédateurs, le régime alimentaire est en général différent de celui de l'adulte, en raison tout d'abord du facteur "taille", mais également du facteur "mode de vie" qui peut être différent de celui de l'adulte.

Il n'existe aucune observation directe sur le régime alimentaire des stades post-embryonnaires dans la nature ; cependant, en tenant compte des préférences en captivité et des espèces abondantes dans l'habitat naturel, on peut avoir une idée du régime habituel (BOLETZKY et HANLON, 1983 ; BOUCHER-RODONI *et al.*, 1986). Les très jeunes Céphalopodes se nourrissent essentiellement de petits Crustacés, relativement tendres et charnus (les jeunes benthiques consomment des petits Crustacés benthiques ou épibenthiques - petits crabes, petites crevettes, Amphipodes, Mysidacés -, les jeunes planctoniques, des Crustacés planctoniques - Copépodes, larves de Crustacés).

A l'instar des adultes, les jeunes Décapodes utilisent leurs tentacules pour capturer les proies. Chez la Seiche, seul ce mode de capture est utilisé (WELLS, 1958). Les crabes seront reconnus plus tardivement, et alors capturés selon le mode "coiffage" (BOULET, 1964). L'efficacité de ce mode de capture permet aux jeunes Seiches de consommer des proies relativement grosses et rapides (BOLETZKY, 1974 a). Les jeunes calmars utilisent également leurs tentacules, mais, ceux-ci ne pouvant être éjectés, ils doivent s'approcher davantage des proies. Les Octopodes planctoniques capturent les proies avec l'ensemble de leurs bras, en se jetant sur elles. Dans ces deux derniers cas, le jeune doit s'approcher très près de la proie convoitée et cela limite leur régime à des animaux relativement lents (BOLETZKY, 1974 a). Les jeunes octopodes benthiques capturent les proies soit comme les jeunes planctoniques, soit en étendant un ou plusieurs bras vers leur cible, ce qui est un mode de capture typiquement "benthique" (BOLETZKY, 1974 b).

L'efficacité de la capture est bonne : les ventouses sont moins nombreuses que chez l'adulte, mais elles sont bien développées et relativement grandes comme chez l'adulte (BOLETZKY, 1974 a). La proie est paralysée grâce au venin des glandes salivaires postérieures (YIM, 1978).

Chez les *Eledone moschata* nouveau-nées, benthiques, la capacité à perforer existe également dès le premier repas, même si ce mode d'alimentation est très peu utilisé chez ces jeunes Octopodes (BOYLE et KNOBLOCH, 1981).

Une bonne partie de la phase post-embryonnaire peut être qualifiée de "mixotrophe" (LUCAS et *al.*, 1986). A l'exotrophie (capture des proies et digestion dans l'appareil digestif devenu fonctionnel : BOUCAUD-CAMOU, 1982), s'ajoute l'apport alimentaire fourni par la digestion du vitellus interne (BOUCAUD-CAMOU et *al.*, 1985). Cette réserve vitelline doit permettre au jeune animal d'affronter des conditions d'alimentation défavorables.

Phase juvénile.

Le début de cette phase se caractérise par un changement du régime alimentaire qui devient plus varié, et plus proche de celui de l'adulte (dont le mode de vie est alors partagé). Aux Crustacés s'ajoutent maintenant les poissons, proies plus rapides, que l'accroissement de la taille et le développement complet de certaines structures (possibilité d'éjecter les tentacules, apparition de crochets sur les ventouses de certains Oegopsidés) permettent de capturer, et les Mollusques.

Cependant, la proportion des trois groupes (et parfois aussi les espèces

capturées) ne sont pas les mêmes que chez l'adulte. D'une manière générale, le régime alimentaire va progressivement se rapprocher de celui de l'adulte : la proportion de Crustacés (très importante au début de la phase juvénile) va diminuer au profit des poissons et des mollusques (Fig. 3) et : SQUIRES, 1957 ; FIELDS, 1965 ; VOVK, 1972 ; TANG et KHOO, 1974 ; KORE et JOSHI, 1975 ; VINOGRADOV et NOSKOV, 1979 ; KARPOV et CAILLET, 1979 ; NAJAI et KTARI, 1979 ; SANCHEZ, 1982 ; O'SULLIVAN et CULLEN, 1983 ; GUERRA, 1985.

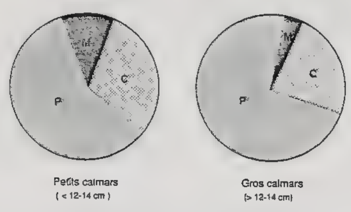


Figure 3 : Variations du regime alimentaire selon la taille chez *Illex coindetii* (graphiques réalisés d'après les données de Sanchez, 1982).(C : Crustacés, M : Mollusques, P : Poissons).

Phases subadulte et adulte.

Ces phases correspondent respectivement à la maturation sexuelle et à la reproduction. Au cours de la phase subadulte, la croissance continue, quoique plus lentement que pendant la phase juvénile. Les gonades et le tractus génital se développent considérablement, notamment chez les femelles, ce qui crée des besoins nutritifs élevés. La phase adulte est assez brève chez les Céphalopodes, en particulier chez les femelles qui meurent après la reproduction.

Au cours de ces phases, les changements alimentaires ne sont plus qualitatifs, mais quantitatifs.

Les données concernant l'impact de la *maturation sexuelle* sur la prise de nourriture sont rares et difficiles à interpréter chez des animaux qui effectuent souvent des migrations à cette période. Chez la Seiche en Manche, le coefficient de vacuité de l'estomac évolue à peu près de la même manière chez les mâles et les femelles, alors que la maturation sexuelle a lieu à des périodes différentes selon le sexe : été pour les mâles, hiver pour les femelles (MEDHIOUB, 1986).

Par contre, la *période de reproduction* est marquée, pour beaucoup de Céphalopodes, par la diminution de l'appétit, ce phénomène étant souvent plus net chez les femelles que chez les mâles. Cela a été observé chez la Seiche (RICHARD, 1971 ; JEON, 1982 ; NAJAI, 1983 ; MEDHIOUB, 1986), chez certains calmars : *Loligo opalescens* (LOUKASHKIN, 1977), *Illex illecebrosus* (SQUIRES, 1957), *Nototodarus gouldi* (O'SULLIVAN et CULLEN, 1983), tandis que *Loligo vulgaris* se nourrit davantage lors de la reproduction (WORMS, 1979). Le phénomène est particulièrement net chez les Octopodidés. Les femelles diminuent leur prise de nourriture à l'approche de la ponte (MATHER, 1980 ; BOUCHER-RODONI et *al.*, 1986). Ainsi *Octopus briareus* diminue de 50 % sa consommation d'aliments 15 jours avant la ponte (BORER, 1971). De même, un jeûne plus ou moins

complet se poursuit après la ponte lors de l'incubation des oeufs (WODINSKY, 1977, 1978 ; RODANICHE, 1984).Chez *Octopus vulgaris* , le comportement alimentaire lui-même est affecté, la femelle ne perforant plus les Gastéropodes (WODINSKY, 1978). WODINSKY (1977) a montré que cette diminution de la prise de nourriture était contrôlée par la glande optique qui semble agir à la fois sur l'appétit et la synthèse des enzymes digestives (SAKAGUCHI, 1968) chez la femelle mûre.

CONCLUSION

Les Céphalopodes ont un cycle de vie court (un ou deux ans pour la plupart d'entre eux). Ils atteignent pourtant une taille relativement importante.

Cette croissance rapide, et leur grande activité (surtout pour les espèces nectoniques) nécessite un apport alimentaire important, fourni par un régime prédateur riche en protéines.

La grande flexibilité qu'ils manifestent au point de vue nutritif : modification du régime alimentaire et du mode de capture en fonction des proies disponibles, possibilité de supporter le jeûne ou d'effectuer des migrations trophiques, l'efficacité de leur digestion et leur bon rendement d'assimilation leur permet de subvenir à leurs besoins nutritifs, même dans des circonstances défavorables, et explique peut-être en grande partie le succès, passé et présent, du groupe dans tous les océans.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGNISOLA, C., SALVADORE, S. et SCARDI, V., 1981. On the the occurrence of cellulolytic activity in the digestive gland of some marine carnivorous molluscs. Comp. Biochem. Physiol., B, 70 : 521-525.

ALDRED, R.G., NIXON, M. et YOUNG, J.Z., 1983. *Cirrothauma murrayi*, a finned Octopod. Phil. Trans. R. Soc. Lond., B, 301 : 1-54.

ALTMAN, J.S., 1967. The behaviour of *Octopus vulgaris* Lam. in its natural habitat : a pilot study. Underwat. Ass. Rep., 1966-1967, 77-83.

AMBROSE, R.F., 1984. Food preferences, prey availability and the diet of *Octopus bimaculatus* Verril. J. Exp. mar. Biol. Ecol., 77 : 29-44.

AMBROSE, R.F.et NELSON, B.V., 1983. Predation by *Octopus vulgaris* in the Mediterranean. Marine Biology, 4 : 251-261.

ANIELLO, A. d', et SCARDI, V., 1971. Attivita cellulasica nel polpo (*Octopus vulgaris*). Boll. Soc. ital. Biol. sper., 47 : 481-483.

ANIELLO, A d', et STRAZZULLO, L., 1984. Peptidyl amino acid hydrolase from *Loligo vulgaris* Lam. Purification and characterization. J. Biol. Chem., 259 : 4237-4243.

BERGSTROM, B. and SUMMERS, W.C., 1983. *Sepietta oweniana*. In " Cephalopod Life Cycles", vol.I, P.R. BOYLE ed., Academic press , N.Y. et Londres : 75-91.

BIDDER, A.M., 1950. The digestive mechanism of the european squids *Loligo forbesi*, *Alloteuthis media* and *Alloteuthis subulata*. Quart. J. Microsc. Sci., 91 : 1-43.

BIDDER, A.M., 1957. Evidence for an absorptive function in the "liver" of *Octopus vulgaris* Lam. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 29 : 139-150.

BIDDER, A.M., 1962. Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly

Nautilus. Nature, 196 : 451-454.

BIDDER, A.M., 1966. Feeding and digestion in cephalopods. In "Physiology of Mollusca", Vol. 2, K.M. WILBUR et C.M. YONGE eds, Academic Press : 97-124.

BLANCHIER, B., 1981. Etude des lipides totaux et des stéroides dans la glande digestive et la gonade chez la Seiche *Sepia officinalis* L. (Mollusque Cephalopode). Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Caen.

BOLETZKY, S.V., 1974 a. The "larvae" of Cephalopoda. A review. Thalassia jugoslavica, 10 : 45-76.

BOLETZKY, S.V., 1974 b. Elevage de Céphalopodes en aquarium. Vie et Milieu, XXIV, A : 309-340.

BOLETZKY, S. v., 1975. A contribution to the study of yolk absorption in the Cephalopoda. Z. Morphol. Tiere, 80 : 229-246.

BOLETZKY, S.V., 1977. Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. Symp. Zool. Soc. Lond., 38 : 557-567.

BOLETZKY, S.V., 1981. Réflexions sur les stratégies de reproduction chez les Céphalopodes. Bull. Soc. Zool. Fr., 106 : 293-304.

BOLETZKY, S.V. et HANLON, R.T., 1983. A review of the laboratory maintenance, rearing and culture of cephalopod molluscs. Mem. Natl. Mus. Victoria, Melbourne, 44 : 147-187.

BORER, K.T., 1971. Control of food intake in *Octopus briareus* Robson. J. Comp. Physiol. Psychol., 75 : 171-185.

BOUCAUD-CAMOU, E., 1969. Localisation d'activités amylasiques et protéasiques dans l'appareil digestif de *Sepia officinalis* L. C.R. Hebd. Séances Acad. Sci. Ser. D, 269 : 2564-2566.

BOUCAUD-CAMOU, E., 1973. Etude de l'appareil digestif de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Essai d'analyse expérimentale des phénomènes digestifs. Thèse Doct. Sc. nat., Univ. Caen.

BOUCAUD-CAMOU, E. 1974. Localisation d'activités enzymatiques impliquées dans la digestion chez *Sepia officinalis* L. Arch. Zool. Exp. Gén., 115 : 5-27.

BOUCAUD-CAMOU, E., 1982. Localization of some hydrolytic enzymes in digestive organs of juvenile *Sepia officinalis* L. (Mollusca : Cephalopoda). Malacologia, 22 : 685-690.

BOUCAUD-CAMOU, E. et BOUCHER-RODONI, R., 1983. Feeding and digestion in Cephalopods. In "The Mollusca", vol. 5, Physiology, Part 2, Academic Press : 149-187.

BOUCAUD-CAMOU, E., BOUCHER-RODONI, R. et MANGOLD, K., 1976. Digestive absorption in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda : Octopoda). J. Zool. Lond., 179 : 261-271.

BOUCAUD-CAMOU, E. et PEQUIGNAT, E., 1973. Etude expérimentale de l'absorption digestive chez *Sepia officinalis* L. Forma & Functio, 6 : 93-112.

BOUCAUD-CAMOU, E. et YIM, M., 1980. Fine structure and function of the digestive cell of *Sepia officinalis* (Mollusca : Cephalopoda). J. Zool. Lond., 191 : 89-105.

BOUCAUD-CAMOU, E., YIM, M. et TRESGOTS, A., 1985. Feeding and digestion of young *Sepia officinalis* L. (Mollusca : Cephalopoda) during post hatching development. Vie et Milieu, 35 : 263-266.

BOUCHER-RODONI, R., 1975. Vitesse de digestion chez les Céphalopodes *Eledone cirrhosa* (Lamarck) et *Illex illecebrosus* (Lesueur). Cah. Biol. Mar., 16 : 159-175.

BOUCHER-RODONI, R., 1981. Etude de la glande digestive de deux Céphalopodes, au cours de la digestion et au cours du cycle de vie. Thèse Doct. Sc. nat., Univ. Paris XI

BOUCHER-RODONI, R., BOUCAUD-CAMOU, E. et MANGOLD, K., 1986. Feeding and digestion. In "Cephalopod Life Cycles". Vol. II, P. BOYLE ed., Academic Press (sous presse).

BOUCHER-RODONI, R. et MANGOLD, K., 1977. Experimental study of digestion in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda : Octopoda). J. Zool. Lond. 183 : 505-515.

BOULET, P., 1958. Contribution à l'étude expérimentale de la perception visuelle du mouvement chez la Perche et la Seiche. Mém. Muséum Paris, XVII : 1- 132.

BOULET, P., 1964. La prédation chez la Seiche. Actualités marines, 8 : 26 - 32.

BOYLE, P.R. et KNOBLOCH, D., 1981. Hole boring of crustacean prey by the octopus, *Eledone cirrhosa* (Mollusca : Cephalopoda). J. Zool. Lond., 193 : 1-10.

BROCCO, S., 1970. Aspects of the biology of the sepiolid squid *Rossia pacifica* Berry. M. Sc. Thesis, Biology, Univ. Victoria (Canada).

CHASE, R. et WELLS, M.J., 1986. Chemotactic behaviour in *Octopus*. J. Comp. Physiol. A, 158 : 375-382.

DENTON, E.J. et GILPIN-BROWN , J.B., 1960. Daily changes in the buoyancy of the cuttlefish. J. Physiol, 157 : 36 P - 37 P.

DEPRET, M., 1979. Recherches biochimiques et biologiques sur les gonades et le sang de deux mollusques céphalopodes : *Sepia officinalis* et *Loligo vulgaris* . Thèse Doct. 3ème cycle, Lille.

DUVAL, P., CHICHERY, M.P. et CHICHERY, R., 1984. Prey capture by the cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) : an experimental study of two strategies. Behavioural Processes, 9 : 13-21.

FARINA, B., 1964. Enzyme dell'epatopancreas di *Octopus vulgaris* Lam. G. Biochim. Stal., 13 : 77-82.

FIELDS, W.G., 1965. The structure, development, food relations, reproduction and life history of the squid *Loligo opalescens* Berry. Calif. Dept. Fish. and game Fish Bull., 13 : 1-108.

FUJII, T., 1960. Comparative histochemical studies on the egg-yolk proteins of various animal species. Acta Embryol. Morph. Exp., 3 : 260-285.

FURIA, M., GIANFREDA, L. et SCARDI, V., 1974. Cellulase and related enzyme activity in a carnivorous mollusc : *Octopus vulgaris* Lamarck. Comp. Biochem. PhysioL., B, 52 : 529-532.

GHIRETTI, R., 1950. Enzimi delle ghiandole salivari posteriori dei cefalopodi. Boll. Soc. Ital. Biol. Sper., 26 : 776-780.

GUERRA, A., 1978. Sobre la alimentacion y el comportamiento alimentario de *Octopus vulgaris*. Invest. Pesqueras, 42 : 351-364.

GUERRA, A., 1985. Food of the cuttlefish *Sepia officinalis* and *S. elegans* in the Ria de Vigo (NW Spain) (Mollusca, Cephalopoda). J. Zool., 207 : 511-526.

HARTWICK, B., TULLOCH, L., et McDONALD, S., 1981. Feeding and growth of *Octopus dofleini* (Wülker). Veliger, 24 : 129-138.

HAVEN, N., 1972. The ecology and behaviour of *Nautilus pompilius* in the Philippines. Veliger, 15 : 75-80.

HOCHBERG, F.G. et FIELDS, W.G., 1980. Cephalopoda : the squids and octopuses. In "Intertidal Invertebrates of California", R.M. MORRIS, D.P. ABBOT and E. HADERILLE eds., Stanford University Press : 429-444.

INABA, T., SHINDO, N. et FUJII, M., 1976. Purification of cathepsin B from squid liver. Agric. Biol. Chem., 40 : 1159-1165.

ITOH, T. et UDA, Y., 1984. A N-acetylgalactosaminidase from squid liver : Purification

and characterization of two enzymes. J. Biochem., 95 : 959-970.

JEON, I.M., 1982. Etude de populations de Seiches (*Sepia officinalis* Linné) du Golfe de Gascogne. Thèse Doct. 3ème cycle, Océanologie, Univ. Nantes .

KARPOV, K.A. et CAILLET, G.P., 1979. Feeding dynamics of *Loligo opalescens*. Fish. Bull, 169 : 45-65.

KAWAI, J. et ANNO, K., 1971. Mucopolysaccharide-degrading enzymes from the liver of the squid *Ommastrephes sloani pacificus* . Biochem. Biophys. Acta, 242 : 428-436.

KORE, B.A. et JOSHI, M.C., 1975. Food of the squid *Loligo duvauceli* (d'Orbigny). Proc. Indian Acad. Sci., 81 : 20-28.

KOUETA, N. et BOUCAUD-CAMOU, E., 1986. Comparative study of the secretion of the posterior salivary glands of decapod Cephalopods : I. *Sepia officinalis* L. Cell Moll. Biol., 32 : 333-341.

KOZLOVSKAYA, E.P. et VASKOVSKY, V.E., 1970. A comparative study of proteinases of marine invertebrates. Comp. Biochem. Physiol., 34 : 137-142.

LOUKASHKIN, A., 1977. On biology of the market squid, *Loligo opalescens*, a contribution toward the knowledge of its food habits and feeding behaviour. Calif. Coop. Oceanogr. Fish. Invest. Rep., 18 : 109-111.

LUCAS A., CHEBAB-CHALABI L. et ALDANA ARANDA D., 1986. Passage de l'endotrophie à l'exotrophie chez les larves de *Mytilus edulis*. Oceanologica acta, 9 : 97 -103.

MANGOLD, K., 1983. Food, feeding and growth in cephalopods. Mem. Natl. Mus. Victoria, Melbourne, 44 : 81-93.

MATHER, J.A., 1980. Some aspects of food intake in *Octopus joubini* Robson. Veliger, 22 : 286-290.

MEDHIOUB, A., 1986. Etude de la croissance et du cycle sexuel de la Seiche (*Sepia officinalis* L.) des côtes normandes. Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Caen.

MESSENGER, J.B., 1968. The visual attack of the cuttlefish *Sepia officinalis*. Anim. Behav. 16 : 342-357.

MORISHITA, T., 1972 a. Studies on the distribution of proteolytic enzymes in the internal organs of *Octopus* . Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 38 : 839-843.

MORISHITA, T., 1972 b. Studies on some properties of proteolytic enzyme from *Octopus* liver. Nippon Suisan Gakkaishi (Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.), 38 : 1051-1056.

MORISHITA, T. , 1972 c. On the existence of cathepsins A, B and C in *Octopus* liver. Nippon Suisan Gakkaishi (Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.), 38 : 1057-1060.

MORISHITA, T., 1974 a. Participation in digestion by the proteolytic enzymes of the posterior salivary gland in *Octopus*. II. Isolation and purification of the proteolytic enzymes of the posterior salivary gland. Nippon. Suisan Gakkaishi (Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.), 40 : 601-607.

MORISHITA, T., 1974 b. Participation in digestion by the proteolytic enzymes of the posterior salivary gland in *Octopus* . III. Some properties of purified enzymes from the posterior salivary gland. Nippon Suisan Gakkaishi (Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.), 40 : 917-925.

MORISHITA, T., 1974 c. Participation in digestion by the proteolytic enzymes of the posterior salivary gland in *Octopus* . IV. Purification and some properties of proteolytic enzymes from the digestive juice. Nippon Suisan Gakkaishi (Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.), 40 : 927-936.

MORISHITA, T.,1978. Studies on the protein digestive enzymes of octopus, *O. vulgaris* Cuvier. Bull. Fac. Fish. Mie Univ., 5 : 197-282.

MORISHITA, T., UENO, R. et TAKAHASHI, T., 1974. Participation in digestion by the proteolytic enzymes of the posterior salivary gland in *Octopus* . I. Confirmation of the existence of protein digestive enzymes in the posterior salivary gland. Nippon Suisan Gakkaishi (Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.), 40 : 595-600.

NAJAI, S., 1983. Contribution à l'étude de la biologie des pêches des Céphalopodes de Tunisie. Application à l'espèce *Sepia officinalis* Linné, 1758. Thèse Doct. 3ème cycle, Fac. Sci., Univ. Tunis.

NAJAI, S. et KTARI, M.H., 1979. Etude du régime alimentaire de la Seiche commune *Sepia officinalis* Linné 1758 (Mollusque Céphalopode) du Golfe de Tunis. Bull. Inst. Natl. Sci. Tech. Océanogr. Pêches de Salammbô, 6 : 53-56.

NIXON, M., 1979. Hole boring in shells by *Octopus vulgaris* Cuvier in the Mediterranean. Malacologia, 18 : 431-443.

NIXON, M., 1980. The salivary papilla of *Octopus* as an accessory radula for drilling shells. J. Zool., 190 : 53-57.

NIXON, M., MACONNACHIE, E., et HOWELL, P.G.T., 1980. The effects on shells of drilling by *Octopus* . J. Zool. Lond., 191 : 75-88.

O'DOR, R.K., et MACALASTER, E.G.,1983. *Bathypolypus arcticus*. In" Cephalopod Life Cycles" Vol.I, P.R. BOYLE ed., Academic Press : 401-410.

OKUTANI, K. et KIMATA, M. , 1964. Studies on chitinolytic enzymes present in aquatic animals. III. Distribution of chitinase in digestive organs of a few kinds of aquatic animals. Nippon Suisan Gakkaishi (Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.), 30 : 574-576.

OSHIMA, K., SATODATE, K. et ITHYA, S., 1930. Existence of proteinase and amylase in the viscera of cephalopod. J. Dep. Agric. Ter. Sapporo Univ., 99 : 40.

O'SULLIVAN, D. et CULLEN, J.M., 1983. Food of the squid *Nototodarus gouldi* in Bass Strait. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 34 : 261-285.

PERES-GANDARAS, G. et GUERRA, A., 1978. Nueva cita de *Architeuthis* (Cephalopoda : Teutholdea) : description y alimentacion. Invest. Pesqueras, 42 : 401-414.

PIGNERO, A. et ROCCA, E., 1969. Proteolytic and peptidasic activities of a particulate fraction of *Loligo vulgaris* Lamarck hepatopancreas Comp. Biochem. Physiol. 29 : 1271-1275.

PRINCIPATO, G.B., AISA, M.C., BIAGIONI, M., et GIOVANNINI, E., 1982. Partial purification and characterization of an alkaline phosphatase in *Helix nemoralis* and *Octopus vulgaris* . Comp. Biochem. Physiol. B., 72 : 325-328.

RICHARD, A., 1971. Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque céphalopode). Thèse Doct. Sci. Nat., Univ. Lille.

RODANICHE, A.F., 1984. Iteroparity in the lesser pacific stripped Octopus *Octopus chierchiae* (Jatta, 1889). Bull. Mar. Sci., 35 : 99 -104.

ROMANINI, M.G., 1952. Osservazioni sulla ialuronidasi delle ghiandole salivari anteriori e posteriori degli Octopodi. Pubbl. Stn. Zool. Napoli, 23 : 252-270.

ROMIJN, C., 1935. Die Verdauungsenzyme bei einigen Cephalopoden. Arch. Neerl. Zool., 1 : 373-431.

ROPER, C.F. et BRUNDAGE, W.L. Jr, 1972. Cirrate octopods with associated deep-sea organisms : new biological data based on deep benthic photographs (Cepnalopoda). Smithsonian Contrib. Zool., 121 : 1-46.

ROTHE, W., PFLEIDERER, G. et ZWILLING, R., 1970. Zur Evolution der Endopeptidasen. XI. Eine Protease mit chymotryptischer Spezifität aus dem Magensaft von *Sepia officinalis* (Tintenfish). Hoppe-Seylers. Z. Physiol. Chem., 351 : 629-634.

SAKAGUCHI, H. 1968. Studies on digestive enzymes of devilfish. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 34 : 716-721.

SANCHEZ, P., 1982. Regimen alimentario de *Illex coindetii* (Verany, 1837) en el mar catalan. Invest. Pesqueras, 46 : 443-449.

SAWANO, E., 1935. Proteolytic enzymes in *Polypus vulgaris* Lamarck. Sci. Rep. Zool. Inst. Tokyo, 34 : 101-126.

SMALE, M. J. et BUCHAN, P. R., 1981. Biology of *Octopus vulgaris* off the east coast of South Africa. Mar. Biol. , 65 : 1-12.

SQUIRES, M.J., 1957. Squid *Illex illecebrosus* (Lesueur) in the Newfoundland fishing area. J. Fish. Res. Bd. Canada, 14 : 693-728.

TANG, I. et KHOO, H. W., 1974. The food and feeding habits of the cuttlefish *Sepiella inermis* (Ferussac et d'Orbigny). Veliger, 16 : 405-410.

TAKAHASHI, T., 1960. Biochemical studies on the viscera of cuttlefish, *Ommastrephes sloani pacificus*. III. Nippon Suisan Gakkaishi (Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.), 26 : 500-507.

VINOGRADOV, V.I.et NOSKOV, A.S., 1979. Feeding of short finned squid, *Illex illecebrosus* and long finned squid *Loligo pealei*, of Nova Scotia and New England, 1974-1975. Intern. Commiss. N.W. Atlant. Fish. Select. Papers, Can., n° 5 : 31-36.

HALIOTIS, 16 (1987) : 283 - 293

HERMAPHRODISME ET SEXUALITE DE L'HUITRE PLATE *OSTREA PUELCHANA* (D'Orbigny) EN ELEVAGE EXPERIMENTAL

par

Nora FERNANDEZ CASTRO

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences et Techniques

6, Av. Le Gorgeu 29287 BREST (France)

ABSTRACT : HERMAPHRODITISM AND SEXUALITY OF THE FLAT OYSTER *OSTREA PUELCHANA* (D'Orbigny) UNDER EXPERIMENTAL REARING CONDITIONS

Ostrea puelchana is a larviparous, protandric and hermaphroditic oyster from the Atlantic coasts of South America. Populations from natural beds in the San Matias gulf (Argentina) are composed of two types of individuals ; those which, as adults, are alternately male and female and neotenic oysters which live fixed on adults and are exclusively males. The abundance of the latter type varies inversely with the density of the adults in the population.

Adult and spat cultures were established 200 km south of the original beds in two sites, a lagoon and the open sea, which had different ecological characteristics : the primary productivity and the annual cycle of water temperature were greater in the lagoon than in the open sea.

In two years of monitoring, it was found that the oysters were sexually undifferentiated up to the age of one year, but a non-functional juvenile sexuality could be observed. At the age of one year all the animals had a functional male gonad. Around 30 % of the two-year old individuals developed a functional female gonad and the rest remained as males. After two years of age, the number of individuals in the female phase increased in direct correlation with age even though they continued to sequentially change their gender between the male, hermaphrodite and female phases.

It seems, on the one hand, that the high density of adult individuals in the culture affected the sex-ratio among adult oysters. On the other hand, the different ecological characteristics between the two sites may also have a direct effect on the proportion of the sexes and the sexual cycle. This is shown by a greater number of female oysters, a faster rate of ovogenesis and a longer reproductive season in the lagoon with respect to the open sea.

Key-words : *Ostrea puelchana*, bivalves, hermaphroditism, reproductive cycle, experimental rearing, ecological parameters.

RESUME :

Ostrea puelchana est une huître larvipare, protandrique et hermaphrodite successive des côtes américaines de l'Atlantique austral. Les populations des bancs naturels du golfe San Matias (Argentine) comportent deux catégories d'individus : des animaux qui, à l'état adulte, sont alternativement mâles et femelles, et d'autres, néoténiques, qui vivent fixés sur les précédents et qui sont exclusivement mâles. L'abondance de ces derniers varie en relation inverse avec la densité d'adultes dans la population.

La culture d'adultes et de naissain a été réalisée à 200 km au sud du banc d'origine, dans deux sites qui diffèrent par leur implantation (lagune et mer ouverte) et par certaines de leurs caractéristiques écologiques : la productivité primaire et l'amplitude annuelle des températures de l'eau sont plus élevées dans la lagune qu'en mer ouverte.

Au cours de deux années d'expérience, on a constaté que les huîtres sont indifférenciées jusqu'à l'âge d'un an, abstraction faite d'une éventuelle sexualité juvénile non fonctionnelle. A l'âge d'un an tous les animaux ont une gonade mâle fonctionnelle. A deux ans, 30 % environ d'entre eux développent une gonade femelle fonctionnelle, le reste se comportant toujours comme mâles. Puis le nombre d'animaux en phase femelle augmente en rapport direct avec l'âge, bien que la séquence des changements des sexes : phases mâle, hermaphrodite, femelle, soit toujours observée.

Il semble, d'une part, que la densité d'individus dans les cultures agit sur la proportion des sexes dans la population d'huîtres adultes. D'autre part, les qualités écologiques différentes des deux sites peuvent aussi avoir une action directe sur la proportion des sexes

et sur le cycle sexuel. Ceci se traduit par un plus grand nombre d'huîtres en phase femelle, un développement plus accéléré de l'ovogénèse et une saison de reproduction plus longue dans la lagune qu'en mer ouverte.

Mots clés : *Ostrea puelchana*, bivalves, hermaphrodisme, cycle sexuel, élevage expérimental, conditions écologiques.

INTRODUCTION :

Ostrea puelchana est une huître larvipare, protandrique et hermaphrodite successive des côtes américaines de l'Atlantique austral. Sur le littoral argentin, les seuls bancs naturels de cette espèce se situent dans le golfe San Matias, qui reçoit l'influence du courant du Brésil, particulièrement au cours de l'été. Ceci donne comme résultat un milieu tempéré à tempéré-chaud. En revanche, la quasi totalité du littoral du pays est affectée par le courant des Malouines, qui apporte des eaux froides d'origine antarctique (Popovici & Angelescu, 1954). Ainsi, la distribution de l'espèce en Argentine constitue un isolat géographique.

Morriconi & Calvo (1979) signalent qu'*O. puelchana* des bancs naturels du golfe San Matias ne se reproduit que si un seuil de 19°C est atteint. En outre, les essais de transplantation de cette espèce dans d'autres zones du littoral argentin ont abouti jusqu'à présent à des échecs, par suite de la non fixation du naissain ou d'une forte mortalité des lots transférés (Valette, 1929 ; Castellanos, 1957). A l'heure actuelle, grâce aux études réalisées par Castellanos (1957), Calvo & Morriconi (1978) et Morriconi & Calvo (1979, 1980, 1983), les modalités de la reproduction d'*O. puelchana* dans les bancs naturels sont bien connues.

Cette étude a été effectuée sur des huîtres transplantées et mises en culture dans deux sites en dehors de l'aire de distribution naturelle de l'espèce. Le but de ce travail est d'approfondir l'analyse de certains aspects encore mal connus de la biologie de la reproduction : phases sexuelles en fonction de l'âge, modalités de l'hermaphrodisme et caractéristiques de la séquence des changements de sexes. L'effet de la mise en culture et l'influence des conditions du milieu sur le cycle sexuel sont aussi étudiés.

MATERIEL ET METHODES :

Des huîtres âgées de plus de deux ans, prélevées dans le banc naturel du golfe San Matias (40° 5' Sud, 65° 6' Ouest), ont été transplantées en février 1982 dans deux sites, 200 km au sud du banc d'origine : le Golfe Nuevo (42° 47' Sud, 64° 59' Ouest) et la Lagune Punta Cero (42° 30' Sud, 63° 35' Ouest). Les animaux ont été maintenus en culture en surélévation à 0,50 m du fond, entre 5 et 10 m de la surface, de façon à éviter des émersions lors de la basse mer. La densité d'huîtres dans les caisses ostréicoles a été de 320 ind./m^2.

Le golfe Nuevo a une profondeur moyenne de 100 m et une surface de 2500 km^2. Il communique largement avec l'océan par son entrée, large de 16 km et exposée au sud-est. L'agitation de l'eau est surtout liée à la topographie sous-marine et à la configuration du littoral, en rapport avec un régime de vents particulièrement forts dans la région. La teneur en chlorophylle fluctue entre 0,09 et 1,45 mg/m^3, et la température de l'eau entre 9° et 17°C.

La lagune Punta Cero, profonde de 10 m et ayant une surface de 0,2 km^2, fait partie d'un ensemble de lagunes temporaires isolées de la mer par des cordons littoraux. Le renouvellement de l'eau s'effectue par filtration à travers le cordon extérieur. De dimensions très réduites, cette lagune est protégée de l'influence des vents par la barrière naturelle formée par ses rebords. La teneur en chlorophylle varie entre 0,7 et 8,9 mg/m^3, et la tempé-

rature de l'eau entre 5° et 18,5°C. Les températures ont été suivies dans les deux sites au moyen de thermographes à enregistrement continu placés à 0,50 m du sol.

Des observations mensuelles ont porté sur les huîtres transplantées, entre février 1982 et février 1983, et sur les huîtres captées naturellement dans les nouveaux sites, entre février 1982 et avril 1984. Chez cette espèce, la coquille est de forme subcirculaire. Chaque animal a été mesuré selon l'axe dorso-ventral. La "hauteur" ainsi définie a été mesurée au dixième de millimètre. Le poids des tissus frais a été déterminé au milligramme. Les tissus gonadiques ont été fixés au Bouin et les coupes colorées à l'hématoxyline-éosine.

L'échelle de maturation suivante a été établie pour étudier le cycle sexuel femelle :

- Prolifération : les acini comportent seuls des ovogonies et des ovocytes prévitellogéniques adhérents aux parois. La taille moyenne de ceux-ci ne dépasse pas 15 µm.
- Maturation : ce stade comporte des ovocytes vitellogéniques dont la taille varie entre 14 et 32 µm. Les ovocytes sont largement adhérents aux parois de l'acinus. Il n'y a pas d'ovocytes libres dans la lumière des acini .
- Maturité : les ovocytes ont des tailles comprises entre 38 et 64 µm. La lumière des acini est très réduite ou nulle. Les ovocytes peuvent être pédonculés, mais pour la plupart ils sont libres et adoptent des formes polyédriques en rapport avec leurs contacts mutuels.
- Post-ponte : ce stade est observé depuis l'émission des ovocytes, pendant l'incubation des larves, jusqu'à la masculinisation totale. Il reste dans les acini des ovocytes résiduels et du matériel de lyse ovocytaire, mais le tout est le plus souvent masqué par la spermatogénèse active qui suit la ponte.

Des tests de significativité des résultats concernant les proportions des sexes ont été effectués au moyen de tableaux de contingence associés avec des tests de χ^2 (Sokal & Rohlf, 1969). Pour le cas particulier de l'analyse de la proportion des sexes en relation avec la taille des animaux, la linéarité de l'association sexe/taille a été testée par application de la méthode de régression sur les analyses de χ^2.

Pour l'étude des variations saisonnières du poids des tissus, des analyses de covariance ont été effectuées : chaque prélèvement mensuel comportait une grande diversité de tailles, dans ces conditions une bonne partie de la variation du poids des individus est en rapport avec la variabilité des tailles. Il est donc nécessaire d'éliminer l'incidence de la taille des huîtres. Des régressions taille/poids ont été effectuées pour chaque échantillon. Les différences entre pentes des régressions mensuelles n'ont pas été significatives. Les poids ajustés par rapport à la taille ont été alors utilisés comme mesure de la fluctuation du poids tissulaire.

RESULTATS :

1. Séquences de la sexualité en fonction de l'âge

Chez *Ostrea puelchana* la formation d'une gonade fonctionnelle et le développement des cycles de maturation mâle et femelle sont directement liés à l'âge et à la taille des individus (Fig. 1). Il est ainsi possible de reconnaître les phases suivantes :

Stade juvénile : les huîtres sont sexuellement indifférenciées au cours de la première année de vie. Une sexualité juvénile apparaît néanmoins sur environ 36 % des individus, pendant l'automne qui suit leur naissance. Elle comporte uniquement des lignées germinales mâles qui se développent dans des tubules. C'est une phase éphémère. Pendant l'hiver et jusqu'à l'âge

de 8 mois on ne trouve que des animaux indifférenciés. A cet âge, les tailles n'excèdent généralement pas 20 mm.

Première phase mâle : entre 10 et 12 mois la croissance est rapide ; les animaux peuvent atteindre des tailles maximales de 60 mm, mais la plupart mesurent entre 20 et 50 mm. Une maturation mâle se produit alors et il ne reste aucun individu non sexué. Les cellules sexuelles se regroupent en glande acineuse.

Phase femelle non fonctionnelle : vers l'âge de 14 mois, 50 % environ des animaux se comportent comme mâles et 50 % montrent le début d'une lignée germinale femelle, soit comme femelle pure, soit comme hermaphrodite. Cette première inversion sexuelle ne donne pas lieu à une émission : deux mois après et pendant tout l'hiver on n'observe que des individus mâles.

Première phase femelle : à l'âge de deux ans, la plupart des animaux se comportent comme mâles, cependant environ 29 % des individus, ceux dont la taille dépasse 50 mm, sont capables de développer leur première lignée germinale femelle et pondent dans la période de décembre à janvier. Ces animaux se masculinisent aussitôt après la ponte.

Deuxième phase mâle : cette phase survient, comme la précédente, à l'âge de deux ans, et concerne aussi bien les individus passés par une phase femelle que ceux qui ont été mâles jusqu'alors. Le développement de la lignée mâle peut être, ou bien très rapide et une émission se produire avant la fin de la même saison, ou bien plus lente et arriver à maturité au début de la saison de reproduction suivante.

Deuxième phase femelle : après la phase mâle précédente, vers le début de l'automne, se produit un nouveau développement gonadique femelle. Il s'agit de la deuxième phase femelle pour une partie réduite de la population et de la première phase femelle pour la plupart des animaux. La taille de ces individus âgés de deux ans est alors supérieure à 50 mm et peut aller jusqu'à 80 mm.

Séquence saisonnière définitive : à partir de deux ans une inversion sexuelle se produit lors de chaque période de reproduction. Le développement de l'ovogénèse dure un temps variable, en général depuis l'automne jusqu'à l'été suivant, où l'émission des ovocytes se produit. Les individus se masculinisent et, un mois après la ponte, les gonades sont complètement remplies de spermatozoïdes mûrs, et l'émission peut se produire chez certains individus. Deux mois après la ponte, une nouvelle lignée germinale femelle se développe, accompagnée de la série germinale mâle chez les animaux qui n'ont pas évacué de spermatozoïdes pendant l'été. L'émission mâle va donc se produire au cours de l'été suivant, un peu avant que la phase femelle soit complètement mûre.

Histologiquement, la gonade est une glande à acini mixtes, les deux lignées germinales pouvant se développer et coexister dans le même acinus.

2. Analyse de la sexualité chez les individus de plus de deux ans

D'après ce qui a été vu, il est possible d'observer, lors de chaque échantillonnage, des mâles, des femelles et des hermaphrodites. Les individus en phase mâle ont été distingués des autres (phase femelle et phase hermaphrodite) et un taux de masculinité sensu stricto a été calculé (nombre de mâles par rapport à tous les sexués) (Tabl. 1 et 2.).

Quatre catégories de classes de taille ont été choisies de manière arbitraire. Les variations de la proportion des sexes par rapport à la taille des individus (Tabl. 1a et 2a) ont été significatives dans les deux sites (Golfe Nuevo χ^2 = 63,73 $p \ll 0,001$; Laguna Punta Cero χ^2 = 71,06 $p \ll 0,001$). La quasi totalité des huîtres de taille inférieure à 50 mm sont

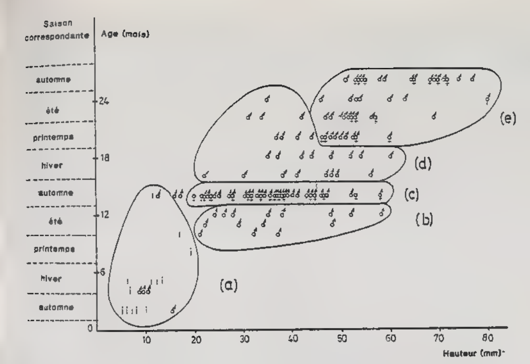


FIGURE 1 - Séquence des changements des sexes en fonction de l'âge et de la hauteur, mesurée selon l'axe dorso-ventral : (a) stade juvénile ; (b) première phase mâle ; (c) phase femelle non fonctionnelle ; (d) deuxième phase mâle ; (e) première phase femelle ; i = indifférencié ; ♂ = mâle ; ⚥ = hermaphrodite ; ♀ = femelle.

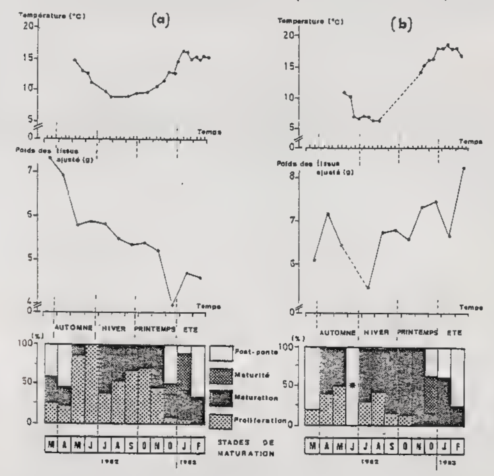


FIGURE 2 - Cycle annuel de la température de l'eau, fluctuations du poids des tissus et stades saisonniers de maturation au cours de l'ovogénèse : (a) Golfe Nuevo ; (b) Lagune Punta Cero. (✱) Absence de données.

TABLEAU 1 - Analyse de la proportion des sexes dans le Golfe Nuevo (a) en fonction de la hauteur des huîtres, mesurée selon l'axe dorso-ventral ; (b) en fonction des saisons.

(a)

CLASSES DE TAILLE (mm)	< 50	50 - 70	70 - 90	> 90	TOTAL
Nb. ♂ Nb. ⚥+♀	13 1	63 5	126 63	26 53	228 122
Taux de masculinité(%)	92,9	92,6	66,7	32,9	

$\chi^2_{\text{Général}} = 63,73$ D.L. = 3 $p \ll 0,001$

$\chi^2_{\text{Source de variation linéaire}} = 58,50$ D.L. = 1 $p \ll 0,001$

(b)

PERIODE	AUTOMNE	HIVER	PRINTEMPS	ETE	TOTAL
Nb. ♂ Nb. ⚥+♀	61 31	59 26	58 29	50 36	228 122
Taux de masculinité(%)	66,3	69,4	66,7	58,1	

$\chi^2_{\text{Général}} = 2,68$ D.L. = 3 NS

TABLEAU 2 - Analyse de la proportion des sexes dans la Lagune Punta Cero : (a) en fonction de la hauteur des huîtres, mesurée selon l'axe dorso-ventral ; (b) en fonction des saisons.

(a)

CLASSES DE TAILLE (mm)	< 50	50 - 70	70 - 90	> 90	TOTAL
Nb. ♂ Nb. ⚥+♀	35 0	69 16	93 73	16 46	213 135
Taux de masculinité(%)	100	81,2	56	25,8	

$\chi^2_{\text{Général}} = 71,06$ D.L. = 3 $p \ll 0,001$

$\chi^2_{\text{Source de variation linéaire}} = 70,26$ D.L. = 1 $p \ll 0,001$

(b)

PERIODE	AUTOMNE	HIVER	PRINTEMPS	ETE	TOTAL
Nb. ♂ Nb. ⚥+♀	17 15	47 36	45 42	44 42	213 135
Taux de masculinité(%)	53,1	56,6	51,7	51,2	

χ^2Général = 0,61 D.L. = 3 NS

les mâles. Ensuite le taux de masculinité diminue linéairement en fonction des tailles croissantes des huîtres : 92 % de la variabilité dans le Golfe Nuevo et 99 % dans la Lagune Punta Cero sont liés à une variation de type linéaire.

Etant donné que les observations mensuelles ont été réalisées à la fin de chaque mois, les quatre périodes selon lesquelles les animaux ont été regroupés correspondent approximativement aux quatre saisons de l'année dans l'hémisphère austral. Quand les saisons de l'année sont considérées, mais non la discrimination par classes de taille (Tabl. 1b et 2b), les fluctuations saisonnières du taux de masculinité ne sont pas significatives (Golfe Nuevo $\chi^2 = 2,68$ NS ; Laguna Punta Cero $\chi^2 = 0,61$ NS).

Ainsi, pour l'ensemble des animaux cultivés, le taux de masculinité fluctue autour de 65 % dans le Golfe Nuevo et autour de 50 % dans la Lagune Punta Cero. Ces différences entre sites sont statistiquement significatives ($F = 19,27$ $V_1/V_2 = 1/6$ $p < 0,001$).

3. Déroulement saisonnier de l'ovogénèse

Le cycle sexuel femelle a été suivi au moyen de l'échelle de maturation définie en Matériel et Méthodes. Afin d'établir les rapports éventuels entre la gamétogénèse et les conditions de l'environnement, les variations saisonnières du poids des tissus et celles de la température de l'eau ont été suivies pendant la même période (Fig. 2).

Les variations saisonnières du poids des animaux se caractérisent par une perte de poids tout au long de la période étudiée dans le Golfe Nuevo, tandis que dans la Lagune Punta Cero les fluctuations du poids sont caractérisées par un gain pondéral au cours du cycle. Cette différence entre les deux sites est vraisemblablement liée à la pauvreté en nourriture disponible dans le Golfe Nuevo. Des valeurs faibles du poids sont observées durant l'hiver dans les deux sites, coincidant avec la période des températures minimales. Au cours de l'été, la ponte entraîne une brusque diminution du poids des huîtres, qui survient, dans chaque site, lorsque les températures sont maximales.

Certaines différences de l'ovogénèse sont observées entre les deux sites quand les proportions des stades de maturation sont comparées (Fig. 2) : la maturation est plus rapide dans le milieu lagunaire ; la période de ponte s'étale entre décembre et janvier dans le Golfe Nuevo et entre décembre et février dans la Lagune Punta Cero. Il n'y a, dans aucun des deux sites, de période de repos sexuel, les animaux se masculinisent aussitôt après la ponte, et peuvent ensuite développer une nouvelle lignée germinale femelle.

DISCUSSION ET CONCLUSION :

Comme toutes les huîtres plates du genre *Ostrea*, *O. puelchana* est une espèce hermaphrodite protandre. Suivant la terminologie définie par Coe (1942), la sexualité de cette espèce peut être considérée comme rythmique consécutive. Les populations des bancs naturels d'Argentine comportent deux catégories d'individus : des animaux qui, à l'état adulte sont alternativement mâles et femelles, et d'autres, de taille réduite, qui vivent fixés sur les précédents et qui sont exclusivement mâles (Calvo & Morriconi, 1978). En fonction de leur biologie, ces derniers ont été considérés comme des néoténiques. La néoténie a été définie chez un certain nombre d'espèces de bivalves (Morton, 1981 ; Yakovlev & Malakhov, 1985). Une étude de la néoténie observée chez *Ostrea puelchana* a été effectuée par Fernandez Castro et Lucas (en prep.). Dans les bancs naturels, l'abondance de ces mâles néoténiques est inversement liée à la densité d'adultes dans la population (Morriconi & Calvo, 1983).

Dans les élevages, où les huîtres sont placées côte à côte, une forte densité aurait un effet primaire : la diminution des femelles, et un effet secondaire : la diminution des néoténiques (Fernandez Castro & Lucas, en prep.). Chez *Crassostrea gigas*, Buroker (1983) signale aussi l'existence d'un système de communication entre individus contigus qui agirait sur la sexualité individuelle. Par ailleurs, le contrôle de l'activité sexuelle par des neurohormones a été mis en évidence chez *Ostrea edulis* (Lubet, 1978 ; Lubet & Mathieu, 1982) et chez *Crassostrea cortesiensis* (Ruiz Dura, 1974).

Ainsi, dans ces élevages d'*Ostrea puelchana*, où la disparition des néoténiques a été constatée au bout de deux ans, le taux de masculinité a été en moyenne de 65 % dans le Golfe Nuevo et de 50 % dans la Lagune Punta Cero. L'équilibre entre le nombre de mâles et des femelles adultes dans la Lagune Punta Cero peut s'expliquer donc par l'effet de la densité. Cependant, comme les taux de masculinité diffèrent significativement d'un site à l'autre, il est évident que d'autres facteurs que la proximité entre individus doivent être impliqués dans la détermination des phases sexuelles.

De nombreuses études ont été réalisées, concernant la proportion des sexes chez les huîtres. Sur la base de la littérature existante et de ses propres expériences, Kennedy (1983) présente une analyse des trois catégories principales de paramètres de l'environnement ayant une influence sur la proportion des sexes chez *Crassostrea virginica*. Il s'agit du degré de proximité des huîtres dans une population, de la disponibilité de nourriture dans le milieu et de la température de l'eau. D'autres facteurs, tels que la présence de parasites, des lésions sur les branchies ou des dommages sur la pousse de la coquille peuvent avoir aussi une influence.

Des études effectuées sur *Crassostrea gigas* (Egami, 1953 ; Amemiya, cité par Kennedy, 1983), *Crassostrea virginica* (Bahr & Hillman, 1967) et *Saccostrea cucullata* (Awati & Rai, cités par Kennedy, 1983) ont permis de conclure que chez ces espèces une nourriture abondante conduit à un développement prépondérant de femelles, tandis qu'une nourriture restreinte se traduit par une plus grande proportion de mâles. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que l'ovogénèse est une activité qui nécessite plus de dépenses énergétiques que la spermatogénèse (Davis & Hillman, 1971 ; Kennedy, 1983). Ainsi les animaux ayant un très bas niveau de réserves nutritives auraient tendance à se comporter comme mâles (Marteil et al., 1976 ; Sastry, 1979).

L'analyse de la variation saisonnière du poids des tissus des huîtres laisse supposer l'existence de conditions de l'environnement plus favorables dans la Lagune Punta Cero que dans le Golfe Nuevo. Des résultats semblables ont été obtenus dans une étude concernant la croissance dans les mêmes sites (Fernandez Castro & Bodoy, 1987). Les températures hivernales de l'eau étant plus froides dans le milieu lagunaire, d'autres facteurs, tels que la disponibilité de nourriture, doivent agir sur les variations du poids. A partir des données disponibles pour la présente étude, il est possible d'apprécier une richesse phytoplanctonique plus élevée dans la Lagune Punta Cero. Par ailleurs, une étude menée par Charpy & Charpy (1977) indique que la fertilité des eaux de l'ensemble des lagunes temporaires, dont fait partie la Lagune Punta Cero, est toujours supérieure à celle du Golfe Nuevo.

Ainsi, dans le Golfe Nuevo, des eaux peu fertiles se sont traduites chez *Ostrea puelchana* par un poids plus faible des tissus et une proportion des mâles plus élevée par rapport au site lagunaire et, chez les huîtres en phase femelle, par une vitesse plus lente de

l'ovogénèse et une réduction de la période de ponte.

Dans les populations naturelles d'*Ostrea puelchana* d'Argentine, la température de l'eau varie entre 8° et 24°C et les huîtres ne se reproduisent que si un seuil de 19°C est atteint (Morriconi & Calvo, 1979). Ces conditions de température dans le golfe San Matias sont différentes de celles du reste du littoral argentin, qui est plus froid. Par ailleurs, les seules populations naturelles d'*O. puelchana* en Argentine sont celles de ce golfe. Ceci pourrait amener à supposer l'existence d'une limitation de la distribution de l'espèce liée à la température.

Dans les sites étudiés, une température de 19°C n'est que très rarement dépassée au cours des étés. Chez les huîtres transplantées dans ces deux sites, on a observé que les températures d'hiver, en particulier celles du milieu lagunaire (5 à 6°C), ne constituent pas une limitation au développement gonadique. Le repos sexuel, souvent observé comme réponse à des faibles températures chez d'autres Ostreidae (Millar, 1964 ; Neudecker, 1978 ; Ruiz Dura, 1980), n'a pas été observé chez *O. puelchana*. La séquence des changements des sexes est aussi un phénomène étroitement lié aux conditions thermiques. C'est le cas d'*O. edulis*, dont les populations du golfe de Gascogne et de la Méditerranée subissent plusieurs changements de sexes au cours de la même saison, mais un changement de sexe par an au maximum en Scandinavie (Yonge, 1960). Chez *O. puelchana*, transplantée dans des eaux plus froides, la séquence des changements des sexes n'a pas subi des modifications par rapport à celle observée dans les populations naturelles (Castellanos, 1957 ; Morriconi & Calvo, 1979). En ce qui concerne les températures d'été dans les sites d'élevage, les émissions de gamètes sont observées dès que la température atteint 15°C dans le Golfe Nuevo et 17,5°C dans la Lagune Punta Cero.

Ainsi, bien que la température de l'eau soit un facteur qui limite la distribution d'une espèce donnée, pour *Ostrea puelchana* deux facteurs sont à prendre en considération, température et nourriture disponible, pour comprendre la répartition actuelle des populations naturelles de cette huître et pour déterminer ses possibilités de culture en divers lieux.

REMERCIEMENTS :

Je tiens à remercier Mme A. Toyos Guerrero et Mlle Z. Lizarralde pour leur aide technique au cours des prélèvements et Mmes L. Kuba et B. Marani pour les travaux d'histologie. Les cultures d'huîtres ont été réalisées avec l'aide matérielle du Centro Nacional Patagonico (CONICET, Argentine).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

BAHR, L.M. & HILLMAN, R.E., 1967. Effects of repeated shell damage on gametogenesis in the American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). Proc. Natl. Shellfish. Assoc., 57 : 59-62.

BUROKER, N.E., 1983. Sexuality with respect to shell length and group size in the japanese oyster *Crassostrea gigas*. Malacologia, 23 (2) : 271-279.

CALVO, J. & MORRICONI, E., 1978. Epibiontie et protandrie chez *Ostrea puelchana*. Haliotis, 9 (1) : 85-88.

CASTELLANOS, J.A., 1957. Contribucion al conocimiento de las especies de ostras del littoral argentino (*Ostrea puelchana* y *O. spreta*). Min. Agric. Gan. de La Rep. Argentina : 52 p.

CHARPY, C. & CHARPY, L., 1977. Biomasse phytoplanctonique, production primaire et facteurs limitant la fertilité des eaux du Golfe San José (Péninsule Valdès, Argentine). Thèse 3e cycle, Université d'Aix-Marseille II : 172 p.

COE, W.R., 1942. Sexual differenciation in mollusk. I. Pelecypods. Quart. Rev. Biol., 18 : 154-164.

DAVIS, N.W. & HILLMAN, R.E. 1971. Effect of artificial shell damage on sex determination in oysters (Abstract). Proc. Natl. Shellfish. Assoc., 61 : 2.

EGAMI, N., 1953. Studies on sexuality in the Japanese oyster, *Ostrea gigas*. VII. Effects of gill removal on growth and sexuality. Annot. Zool. Jap., 26 : 145-150.

FERNANDEZ CASTRO, N. & BODOY A. Growth of the oyster *Ostrea puelchana* (D'Orbigny) in two sites of potential cultivation in Argentina. Aquaculture (1987, in press).

KENNEDY, V.S., 1983. Sex ratios in oysters, emphasizing *Crassostrea virginica* from Chesapeake Bay, Maryland. The Veliger, 25 (4) : 329-338.

LUBET, P., 1978. Le cycle sexuel et son contrôle endocrinien chez quatre espèces de mollusques lamellibranches. Haliotis, 9 (2) : 99-105.

LUBET, P. & MATHIEU, M., 1982. The action of internal factors on gametogenesis in pelecypod molluscs. Malacologia, 22 (1-2) : 131-136.

MARTEIL, L. & al., 1976. La conchyliculture française (2ème partie) : biologie de l'huître et de la moule. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 40 (2) : 125-320.

MILLAR, R.H., 1964. Breeding and gonadial cycle of oysters in Loch Ryan, Scotland. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, 28 (3) : 432-439.

MORRICONI, E. & CALVO, J., 1979. Ciclo reproductivo y alternancia de sexos en *Ostrea puelchana*. Physis, A, 38 (95) : 1-17.

MORRICONI, E. & CALVO, J., 1980. Fertilidad y periodicidad del desove en *Ostrea puelchana*. Rev. Invest. y Des. Pesq. (Argentina), 2 (2) : 57-62.

MORRICONI, E. & CALVO, J., 1983. Diferentes modalidades reproductivas en *Ostrea puelchana* de dos localidades cercanas (golfo San Matias, Rio Negro, Argentina). Resumenes del VIII Simposio Latinoamericano sobre Oceanografia Biologica, ALICMAR, Montevideo Uruguay : 117.

MORTON, B., 1981. The biology and functional morphology of *Chlamydoconcha orcutti* with a discussion on the taxonomic status of the Chlamydoconchacea (Mollusca : Bivalvia). Journal of Zoology, London, 195 : 81-121.

EUDECKER, Th., 1978. Preliminary results of investigations on the maturation and sex-ratio of oysters (*C. gigas*) transplanted into the Flensburg Fjord, Western Baltic. ICES, C.M. 1978/F : 13, Maric. Comm.

POPOVICI, Z. & ANGELESCU, V., 1954. La economia del mar y sus relaciones con la alimentacion de la humanidad. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Publicaciones de Extension Cultural y Didactica, N° 8 : 659 p.

RUIZ DURA, M.F., 1974. Estudio histologico comparativo de los ciclos gonadicos de *Ostrea cortezzensis* Hertlein, *Crassostrea virginica* Gmelin y *Crassostrea iridiscens* Hanley. CARPAS/6/74/SE 18, Simposio FAO/CARPAS sobre acuicultura en América Latina, Montevideo, Uruguay.

RUIZ DURA, M.F., 1980. Ciclo gonadico de *Ostrea cortezziensis* (Hertlein, 1951). Memorias II Simposio Latinoamericano de Acuicultura. Departamento de Pesca, Mexico D.F. : 1233-1250.

SASTRY, A.N., 1979. Pelecypods (excluding Ostreidae). In : Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. V - Molluscs : Pelecypods and Lesser Classes. Chapter 5 : 113-292. Giese & Pearse Ed., Academic Press, New York.

SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1969. Biometry. W.H. Freeman and Co. San Francisco : 859 p.

VALETTE, L.H., 1929. Resultados experimentales de ostricultura. Min. Agric. (Dir. Ganad.) Rep. Argentina : 21 p.

YAKOVLEV, Y.M. & MALAKHOV, V.V., 1985. The anatomy of dwarf males of *Zachsia zenkewitschi* (Bivalvia : Teredinidae). Asian Mar. Biol., 2 : 47-56.

YONGE C.M., 1960. Oysters. Collings Ed., London : 209 p.

HALIOTIS, 16 (1987) : 295 - 307

ULTRASTRUCTURE DE LA GONADE D'UN MYTILIDAE HYDROTHERMAL PROFOND DE LA RIDE DU PACIFIQUE ORIENTAL

par

Angèle HERRY et Marcel LE PENNEC

Université de Bretagne Occidentale
Laboratoire de Zoologie - 29287 BREST CEDEX

ABSTRACT : ULTRASTRUCTURE OF THE GONAD OF A DEEP HYDROTHERMAL VENT MYTILID FROM THE EAST PACIFIC RISE.

The heterospecific animal communities which are associated with the accretion sites on the ocean floor die when the emission of hydrothermal fluid stops. A characteristic of these sites is their short period of life so that colonization of other areas, often very distant, oblige species to use particular strategies to ensure their survival and propagation.

Our knowledge of the biology of the bivalves which depend upon emission of heated water is increasing rapidly. However, a number of questions still remain about some aspects of their reproductive strategy, particularly for the mytilid found at the 13° North site.

The answer to these questions can be elucidated by an anatomical study of the gonad. Ultrastructural analyses were carried out on spermatozoa, oocytes, interstitial tissue and the gonoducts. They reveal the characteristics of the male and female gametes, and that in the gonoducts some energetic coumpounds such as glycogen are synthesised before they are used for the maturation of the germinal cells.

The small dimension of the oocytes, which give rise to exotrophic larvae, are one of the characteristics which allow us to conclude that among the hydrothermal vent community this mytilid is an original model.

Key words : Ultrastructure ; spermatozoa ; oocyte ; hydrothermal ; mytilid.

RESUME :

Les communautés animales hétérospécifiques qui sont inféodées aux sites d'accrétion de la croûte océanique meurent dès que les émissions de fluides hydrothermaux cessent. Ces sites ayant la particularité d'avoir une durée de vie brève, la colonisation d'autres zones, souvent très éloignées, oblige donc à des stratégies particulières qui permettent d'assurer la survie et la propagation des espèces.

La connaissance de la biologie des mollusques bivalves liés aux sources hydrothermales progresse rapidement. Cependant, de nombreuses interrogations subsistent encore dans la compréhension des éléments de la stratégie reproductrice, en particulier chez le mytilidae récolté sur le site du 13° Nord.

La réponse à ces questions peut être fournie en grande partie par l'étude anatomique de la gonade. Des analyses ultrastructurales des spermatozoïdes, des ovocytes, du tissu interstitiel et des gonoductes ont été réalisées. Elles mettent en évidence les caractéristiques des gamètes mâles et femelles. Surtout, elles révèlent que les gonoductes sont le siège de synthèse de composés énergétiques comme le glycogène, utilisé ultérieurement pour la maturation des cellules germinales.

Les dimensions réduites des ovocytes, à l'origine d'un développement larvaire exotrophique, sont aussi des caractères qui permettent de conclure à l'originalité de cette espèce dans l'écosystème hydrothermal.

Mots clés : Ultrastructure ; spermatozoïde ; ovocyte ; hydrothermal ; mytilidae.

INTRODUCTION :

Les diverses expéditions sous-marines effectuées le long de la ride du Pacifique oriental ont mis en évidence de nombreuses communautés animales hétérospécifiques, liées aux phénomènes d'hydrothermalisme.

Parmi les invertébrés habitant ces écosystèmes, il existe plusieurs especes de bivalves appartenant essentiellement à deux familles : les Vesicomyidae, représentées par le genre *Calyptogena* et les Mytilidae par le genre *Bathymodiolus*.

Sur le site du "13°N", exploré par les français, les mytilidae sont les bivalves les plus abondants. On les rencontre fixés dans les fissures du basalte grâce à un puissant byssus ou sur les tubes des vestimentifères *Riftia pachyptila*.

Les sites d'hydrothermalisme ont la particularité d'avoir une durée de vie courte, de l'ordre de quelques dizaines d'années et lorsque les émissions de fluides cessent, tous les animaux qui y sont inféodés meurent. Par ailleurs, ces sites sont souvent très éloignés les uns des autres, des centaines à des milliers de kilomètres, ce qui laisse supposer, de la part des animaux qui les colonisent, des stratégies de reproduction bien élaborées.

Les premières études sur l'appareil génital de *Bathymodiolus* (Le Pennec et al., 1984) ont mis en évidence certaines particularités anatomiques, notamment de la gonade mâle.

Par ailleurs, elles ont permis de découvrir la place particulière que ce bivalve occupe dans l'écosystème profond en raison d'une stratégie de reproduction calquée sur celle des mytilidés littoraux. En effet, la production d'ovocytes matures de faible dimension oblige un développement planctotrophe de la larve, ce qui est peu fréquent pour les bivalves profonds. Aussi, afin de mieux appréhender les données de la stratégie développée par cette espèce hydrothermale pour assurer sa pérennité, nous avons entrepris l'étude ultrastructurale des gamètes mâle et femelle et aussi celle des gonoductes.

MATERIEL ET METHODES :

Les bivalves ont été prélevés par 2 630 m de fond, lors des campagnes Biocyatherm (mars 1982) et Biocyarise (mars 1984), organisées par l'IFREMER.

Les lieux de prélèvement se situent sur la ride du Pacifique oriental, au large des côtes du Mexique (12°49'N, 103°56'W), et sont dénommés site du "13°N".

Les échantillons de gonade ont été fixés à la glutaraldéhyde, postfixés à l'acide osmique et inclus dans la résine Spurr. Des coupes semi-fines et ultra-fines ont été réalisées à l'ultramicrotome (Reichert OM U3). Les coupes semi-fines ont été colorées au bleu de toluidine. Les coupes ultra-fines ont été contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb, puis observées au microscope électronique à transmission (Jeol 100 CX).

RESULTATS :

1. La spermatogenèse

- Les spermatogonies ont un noyau ovoïde ou arrondi. Il présente une chromatine granuleuse et possède un ou deux nucléoles. Dans sa plus grande dimension, le noyau atteint 2,5 µm en moyenne (Pl. I, 1).

- Les spermatocytes de premier ordre, groupés par plages, ont un noyau de plus petite taille que celui des cellules précédentes, leur diamètre est de 1,5 µm. La chromatine peut être répartie de façon hétérogène, en amas denses et en zones plus claires finement granuleuses, ou alors de façon plus homogène et dans ce cas elle apparaît moyennement dense (Pl. I, 1).

- Les spermatides nouvellement formées se juxtaposent étroitement. Leur noyau, sphérique, et de plus petite taille que celui des spermatocytes I, a un diamètre de 1 µm environ. La chromatine est dense, mais , elle présente cependant des espaces clairs à petits grains (Pl. I, 2). Au cours de la spermiogenèse, tous les organites cellulaires de la spermatide vont évoluer (Pl. I, 3).

Après l'élaboration de la vésicule acrosomiale et son dépôt au pôle antérieur du noyau, cette vésicule, constituée d'un matériel dense, s'invagine pour former une dépression. Celle-ci, située entre le noyau et l'acrosome, est occupée par une substance moins dense, en continuité avec le cytoplasme.

L'acrosome subit une phase d'élongation et à la fin de la spermiogenèse, il coiffe exactement le spermatozoïde. Sa hauteur est d'environ 0,25 µm (Pl. I, 3).

Le noyau subit, lui aussi, une phase d'allongement nette. De forme arrondie, il devient progressivement ovoïde, puis prend l'aspect d'un obus chez la spermatide âgée. La chromatine se densifie. A la fin de la spermiogenèse, le noyau occupe la plus grande partie de la tête du spermatozoïde, son pôle basal présente une petite invagination.

L'appareil centriolaire occupe tout l'axe de la pièce intermédiaire. Il se compose d'un centriole proximal et d'un centriole distal à partir duquel se développe le flagelle caudal. Des coupes transversales montrent que ce flagelle est formé par neuf doublets de microtubules périphériques et un doublet central.

Les mitochondries fusionnent en masses pour donner les sphères mitochondriales. Un des stades caractéristiques est celui où les sphères au nombre de trois à six, placées côte à côte, forment une sorte de collerette à la base du noyau (Pl. I, 2).

Durant la spermiogenèse, la plus grande partie du cytoplasme est rejetée, seul un fin liseré cytoplasmique persiste autour du noyau, de la pièce intermédiaire et du flagelle chez la spermatide âgée.

La membrane plasmique entoure tout le spermatozoïde depuis le sommet de l'acrosome jusqu'à l'extrémité du flagelle.

Les spermatozoïdes ont l'aspect d'un obus d'où émerge le flagelle caudal (Pl. I, 4). La tête, d'environ 1,5 µm de long, est coiffée d'un acrosome court. La pièce intermédiaire comporte quatre sphères mitochondriales de 0,3 µm de diamètre. L'ensemble de la tête et de la pièce intermédiaire atteint 2 µm. La longueur du flagelle est d'environ 15 µm.

2. Les conduits évacuateurs mâles

Leur épithélium, prismatique simple, est formé de cellules hautes ciliées possédant un noyau allongé en position basale (Pl. I, 5). Cet épithélium est caractérisé par des gros grains denses d'un diamètre voisin de 0,3 µm (Pl. I, 6). Il renferme aussi un réticulum endoplasmique rugueux bien développé, qui possède entre ses profils tubulaires, de nombreuses particules libres de petite taille (Pl. II, 1).

Un autre type de tissu est présent entre la lumière des canalicules spermatiques et les acini (Pl. I, 5). Il est formé de structures allongées renfermant un matériel fibrillaire. Des spermatozoïdes sont visibles dans le maillage de ce tissu (Pl. I, 5 ; Pl. II, 2).

3. L'ovogenèse

Les ovogonies, de petite taille, ne possèdent qu'un seul nucléole volumineux (Pl. II, 3). Les jeunes ovocytes ont un noyau, arrondi ou ovoïde, pouvant atteindre 2,5 µm. Ils possèdent une chromatine répartie en petits grains et en amas denses situés contre la membrane nucléaire (Pl. II, 3). De nombreuses mitochondries, allongées, ainsi que du réticulum endoplasmique ont été observés dans le cytoplasme. Ces ovocytes vont subir une phase d'accroissement nette, la cellule et le noyau augmentant en taille. La chromatine va progressivement former un réseau assez grêle et contribuer ainsi à donner au noyau son aspect clair (Pl. II, 4).

Les ovocytes à différents stades d'évolution s'observent contre la paroi de l'acinus ou dans sa lumière. Leur noyau peut atteindre 9,5 µm en moyenne. Le nucléole, dense aux électrons, hétérogène, est volumineux. Leur cytoplasme est caractérisé par de nombreuses enclaves plus ou moins osmiophiles. Des vacuoles, dépourvues de tout matériel, sont mêlées aux enclaves précédentes (Pl. III, 4). Leur membrane plasmique prend un aspect festonné dû aux courtes microvillosités (Pl. II, 5).

Légende des figures de la Planche I

1 - Spermatogonies (sg) à 2 nucléoles et spermatocytes I (sc).

2 - Spermatides (st) ; noter la collerette mitochondriale (m) située à la base du noyau spermatique (n).

3 - Spermiogenèse. Formation de l'acrosome (a) ; allongement du noyau (n) ; élimination du cytoplasme (c) ; mise en place de la pièce intermédiaire (pi) ; élaboration du flagelle caudal (f).

4 - Spermatozoïdes matures.

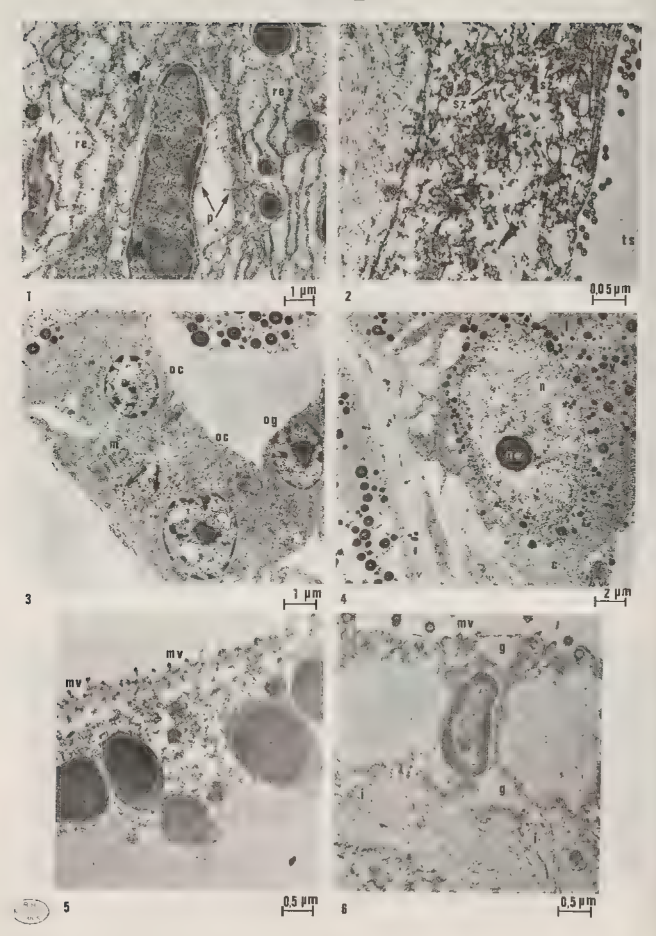
5 - Epithélium prismatique cilié (ec) au niveau d'un tubule spermatique (ts). Tissu alvéolaire (ta) dans lequel on observe des spermatozoïdes (sz).

6 - Pôle apical des cellules prismatiques ciliées. Noter les grains (g) de nature glycoprotéique et les spermatozoïdes (sz) dans la lumière du tube.

Planche I



Planche II


re
re
p
sz
sz
ts
1
1 µm
2
0,05 µm
oc
oc
og
m
3
1 µm
l
n
c
4
2 µm
mv
mv
5
0,5 µm
mv
g
g
i
i
6
0,5 µm

Les acini débouchent dans des tubules revêtus de cellules ciliées. A ce niveau, il y a passage progressif d'un épithélium germinatif à un épithélium de revêtement et de ce fait des cellules épithéliales voisinent avec des ovogonies.

4. Les conduits évacuateurs femelles

L'épithélium est prismatique simple. Les cellules, ciliées, renferment un noyau ovale. Un certain nombre de formations vésiculeuses, entrent dans la constitution de la paroi des tubules évacuateurs. Un matériel granuleux évoquant des rosettes de glycogène a été observé, particulièrement dans les structures vésiculeuses (Pl. II, 6). Ce matériel se retrouve aussi dans certaines cellules épithéliales. L'épithélium repose sur une membrane basale présentant par place de profondes indentations (Pl. II, 6).

Du matériel de lyse provenant d'ovocytes atrétiques se retrouve dans la lumière des conduits (Pl. III, 1).

5. Relation entre gamètes et tissu interstitiel

Les acini, constitués d'un épithélium germinatif, sont unis entre eux par un tissu interstitiel.

Les observations en microscopie électronique ont permis de distinguer :

- Un matériel fibrillaire entourant les acini et dont la nature exacte ne peut être précisée qu'avec la mise en oeuvre de colorations spécifiques (Pl. III, 2).

- Des fibroblastes qui possèdent un gros noyau ovoïde et une chromatine répartie en granulations et en amas denses. Le nucléole est volumineux (Pl. III, 2).

- Des cellules adipo-granuleuses de forme allongée dont le noyau ovalaire, périphérique, apparaît comprimé contre la membrane plasmique (Pl. III, 3). A maturité, ces cellules dont le cytoplasme est fortement réduit, possèdent de nombreux grains denses aux

Légende des figures de la Planche II

1 - Pôle basal des cellules prismatiques ciliées. Le réticulum endoplasmique (re) est abondant autour du noyau (n). De nombreuses particules libres (p) sont présentes entre les profils tubulaires.

2 - Tissu fibrillaire débouchant dans la lumière du tubule spermatique (ts).
Noter la présence de spermatozoïdes (sz) coupés au niveau de leur flagelle.

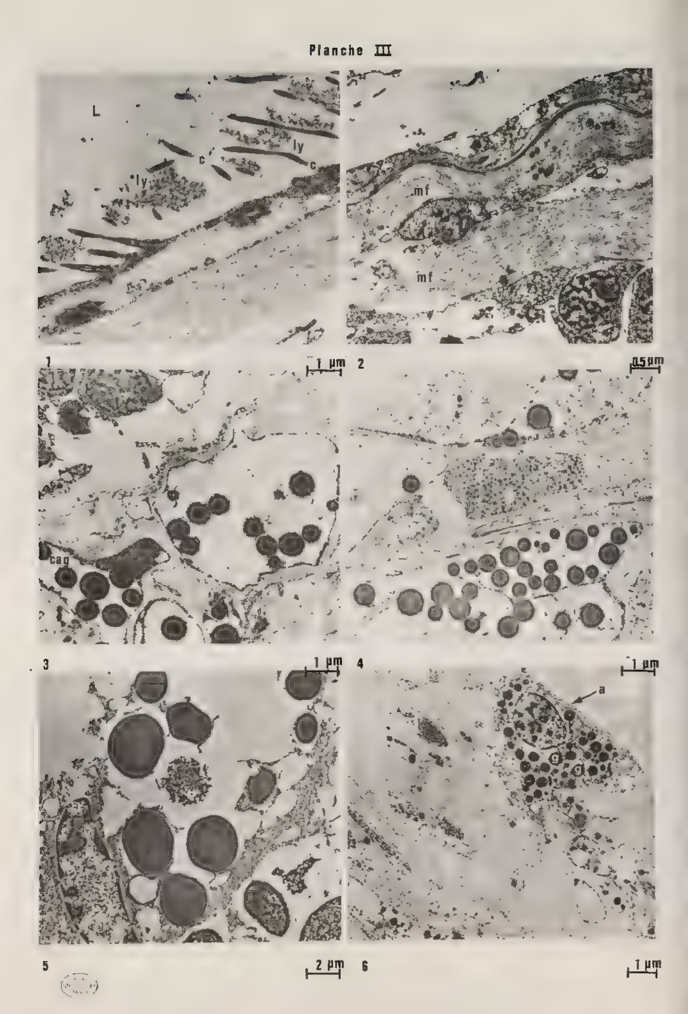
3 - Ovogonies (og) et jeunes ovocytes (oc). Leur cytoplasme montre des mitochondries allongées (m) et de petites enclaves (flèches).

4 - Ovocyte pédonculé. Le cytoplasme (c) est riche en enclaves plus ou moins osmiophiles (lipides (l) et corps vitellins (v)). Le noyau clair (n) possède un gros nucléole (ne).

5 - Membrane plasmique ovocytaire présentant des microvillosités (mv).

6 - Epithélium de revêtement d'un tube évacuateur femelle. Les cellules renferment du glycogène (g). Leur membrane basale présente des indentations (i).
Quelques microvillosités (mv) sont visibles au pôle apical.

Planche III



électrons (Pl. III, 4). Ce type cellulaire peut se lyser, libérant alors les grains dans le tissu interstitiel (Pl. III, 5).

- Des structures formées d'un matériel évoquant des rosettes de glycogène.

- Des amoebocytes, à contours irréguliers, présentant un noyau arrondi. Le cytoplasme, plus ou moins abondant, est envahi par des granules denses aux électrons, les plus volumineux ayant un diamètre de 0,4 µm (Pl. III, 6).

DISCUSSION ET CONCLUSION :

Chez *Bathymodiolus*, la spermiogenèse aboutit à la formation de spermatozoïdes différents de ceux déjà décrits chez un certain nombre de bivalves (Bourcart et al., 1965 ; Longo et Dornfeld, 1967 ; Galangau, 1969 ; Daniels et al., 1971). Le tableau qui suit permet de préciser les différences par rapport à un autre Mytilidae, *Mytilus perna*, qui est une espèce littorale.

CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES / ESPECES		*Bathymodiolus*	*Mytilus perna* (Bourcart et al., 1965)
ACROSOME	Hauteur (en µm) forme	0,25 (en moyenne) en coiffe	3 à 3,5 en entonnoir avec la partie évasée à la base
NOYAU	Longueur (en µm) diamètre (en µm) forme	1,5 (en moyenne) 0,5 en obus	1,4 1,4 en tonneau
SPHERES MITOCHONDRIALES	Nombre diamètre (en µm)	4 0,3 (en moyenne)	5 0,7 à 0,8
TETE SPERMATIQUE MESUREE	De l'extrémité apicale de l'acrosome à la base de la pièce intermédiaire (µm)	2 (en moyenne)	4,3 à 5,5

Légende des figures de la Planche III

1 - Tubule évacuateur femelle. Dans la lumière (l) et entre les cils (c) des cellules épithéliales, on observe du matériel de lyse (ly) provenant d'ovocytes atrétiques.

2 à 6 - Tissu interstitiel de la gonade.

2 : Matériel fibrillaire (mf) et fibroblaste (f).

3 : Cellule adipo-granuleuse (cag) en formation.

4 : Cellules adipo-granuleuses bourrées de grains lipidiques (l).

5 : Cellule adipo-granuleuse en voie de lyse libérant ses granules.

6 : Amoebocyte (a) dont le cytoplasme est chargé d'inclusions (g).

Décrit par Boucart et al. (1965) chez *Mytilus perna*, par Galangau (1969) chez *Mytilus galloprovincialis*, l'acrosome qui constitue chez ces espèces la majeure partie de la tête spermatique est une structure très complexe. En revanche, l'acrosome de *Bathymodiolus* est court et formé d'une substance homogène. Selon Galangau (1969), les différences dans la morphologie de l'acrosome seraient en relation avec le mode de fécondation et l'épaisseur des membranes entourant l'ovocyte.

Le noyau du spermatozoïde de *Bathymodiolus*, en forme d'obus, est formé d'un matériel très dense. Il présente une invagination au pôle basal. Chez *Mytilus perna*, un filament strié axial est inséré entre la base du noyau et l'invagination sous-acrosomiale (Bourcart et al., 1965). Un bâtonnet axial, fait de filaments parallèles, traverse la tête et une partie de l'acrosome chez *Mytilus galloprovincialis* (Galangau, 1969). Un corps axial s'étend depuis l'invagination nucléaire jusqu'à l'apex de l'acrosome chez *Crassostrea virginica* (Daniels et al., 1971). Ces filaments axiaux serviraient d'axe de soutien venant renforcer les fibres périphériques du flagelle (Galangau, 1969). Chez *Bathymodiolus* le noyau, dense, d'une seule pièce, occupe presque la totalité de la tête spermatique et ne possède aucun axe de soutien.

Il semble qu'au sein des Mytilidae, cette espèce profonde occupe une place à part en raison de la morphologie particulière de ses gamètes mâles. Ceci tend à conforter les affirmations de Kenk & Wilson (1985) selon lesquelles la convergence de forme entre *Bathymodiolus* et les modioles littorales est tout à fait fortuite et qu'en réalité ce mytilidé profond doit être classé dans une nouvelle sous-famille, celle des Bathymodiolinae.

Chez cette espèce, les cycles gamétogénétiques se déroulent sans interruption aboutissant à la formation, chez les femelles, d'ovocytes matures de faibles dimensions (Le Pennec et al., 1984). Il semble que chez les bivalves de l'écosystème profond, ces ovocytes, soient parmi les plus petits. Cependant, l'analyse ultrastructurale de leur cytoplasme révèle qu'ils sont abondamment chargés d'inclusions lipidiques et de corps vitellins. Par ailleurs, il arrive fréquemment que les ovocytes matures apparaissent partiellement fusionnés par l'intermédiaire de leurs microvillosités. De telles figures ne sont pas exceptionnelles ches les bivalves et selon Rigby (1979) elles traduisent d'importants échanges entre les gamètes femelles et les cellules folliculaires chez les Gastéropodes.

A notre connaissance, les travaux portant sur l'ultrastructure des canaux évacuateurs des gamètes et leur rôle possible dans l'achèvement de la maturation de ces cellules sexuelles sont rares dans la littérature.

Chez *Bathymodiolus* mâle, la nature glycoprotéinique des grains denses de l'épithélium des gonoductes a déjà été mise en évidence (Le Pennec et al., 1984). On peut penser que ces grains, une fois libérés dans la lumière des conduits, participent à la maturation fonctionnelle des spermatozoïdes.

Chez la femelle, les cellules ciliées des gonoductes sont le siège d'une synthèse glycogénique abondante. La forme circulante du glycogène (glucose ou dérivés en C_3) serait ensuite acheminée, à travers la membrane basale, dans le tissu interstitiel puis vers les cellules germinales. Les indentations de la membrane basale des cellules épithéliales pourraient indiquer un mécanisme de transport actif à leur niveau.

Les structures vésiculeuses que l'on observe intercalées entre les cellules épithéliales sont sans doute à rapprocher des cellules vésiculeuses déjà décrites par plusieurs chercheurs (Lucas, 1965 ; Lubet, 1959). Comme dans le cas précédent, ces structures vésiculeuses se chargent en glycogène qui transite ensuite vers les cellules germinales.

Il est vraisemblable que ces structures vésiculeuses pourraient dériver des cellules épithéliales identiques à celles que nous avons décrites précédemment.

Il faut également souligner l'intensité des phénomènes d'atrésie chez ce bivalve profond et qui est sans doute en rapport avec l'environnement particulier dans lequel il vit. Les décharges de fluide interstitiel, qui conditionnent la vie des animaux de cet écosystème, sont en effet fluctuantes dans le temps et modifient leur écologie.

Les substances libérées par les ovocytes en voie de lyse dans la lumière des acini sont réabsorbées par pinocytose par les cellules germinales et les jeunes ovocytes (Herlin et al., 1975). Le matériel de lyse présent également dans la lumière des gonoductes serait aussi en grande partie réabsorbé par les cellules épithéliales. Des cas semblables ont été observés chez une espèce littorale, *Pecten maximus*, où les atrésies ovocytaires sont nombreuses (Lubet, com. pers.).

Le tissu fibrillaire qui débouche dans la lumière des tubules mâles est à rapprocher du tissu fibreux (Lubet, 1959) ou du tissu alvéolaire (Lucas, 1971) envahissant les acini vidés de leurs éléments. Ce type de tissu joue alors un rôle de soutien pour la gonade.

Le matériel fibrillaire et les fibroblastes qui entourent les acini constituent également un tissu conjonctif dense soutenant ces structures. C'est à partir de ces fibroblastes que se différencient les cellules adipo-granuleuses. Elles s'enrichissent en lipides qui sont ensuite libérés sous forme de grains denses absorbés par pinocytose par les cellules germinales (Lubet, 1976).

De nombreux amoebocytes sont également présents dans le tissu interstitiel, chez le mâle comme chez la femelle. Outre leur rôle phagocytaire (Lubet, 1959 ; Rigby, 1979), il est vraisemblable que ces cellules mobiles soient également impliquées dans le transport de certains éléments vers les gamètes, comme le souligne Rigby (1979). Des études histochimiques et histoenzymologiques devraient permettre de préciser ce rôle.

Les données ultrastructurales ainsi apportées permettent de mieux caractériser les divers constituants de la gonade et d'entrevoir les processus qui s'y déroulent. Chez *Bathymodiolus*, outre les branchies qui sont particulièrement volumineuses en raison du rôle trophique qu'elles assurent (relation avec les bactéries), la gonade est le deuxième organe le plus développé. La production de gamètes, qui est continue, est cependant soumise aux contraintes d'un environnement instable. Or, il est bien démontré que les facteurs du milieu agissent sur le cycle sexuel des bivalves. De ce fait, le pourcentage de gamètes arrivant à maturité doit être faible et la quantité de gamètes atrétiques particulièrement élevée comme nous avons pu le constater chez tous les individus adultes examinés.

Afin que toute l'énergie nécessaire à la production de ces cellules sexuelles ne soit pas produite en pure perte, des mécanismes de récupération du matériel lysé semblent établis et fonctionnés parfaitement. La présence de ce mytilidé dans des sites d'hydrothermalisme souvent très éloignés les uns des autres montre que la stratégie de reproduction, différente de celle de *Calyptogena magnifica* qui possède des oeufs lecitotrophes et la plus

vaste aire de répartition des bivalves hydrothermaux (Le Pennec & Herry, 1986), est cependant performante. Or, la qualité de la stratégie de reproduction dépend, en amont, des caractéristiques de la gonade.

Ainsi, ce mytilidé apparaît comme une espèce originale dans l'écosystème profond. Son alimentation, fondée à la fois sur le fonctionnement du tractus digestif et sur une symbiose avec des bactéries établies dans la branchie, avait montré l'originalité de cette espèce parmi les autres bivalves profonds (Le Pennec et al., 1984). Cette espèce possède également une stratégie de reproduction particulière adaptée à ce milieu et qui constitue un modèle original.

REMERCIEMENTS :

Nos plus vifs remerciements à Anne Hily pour sa collaboration en histologie, à Gérard Sinquin pour la microscopie électronique et à Alain Le Mercier pour les travaux photographiques.

Cette étude a été réalisée grâce au CENTOB (Brest) qui nous a fourni les échantillons de bivalves et à l'IFREMER qui l'a subventionnée (Contrat 85/2424006).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

BOURCART, C., LAVALLARD, R. & LUBET, P., 1965. Ultrastructure du spermatozoïde de la Moule (*Mytilus perna*, von Thering). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 260 : 5096-5099.

DANIELS, E.W., LONGWELL, A.C., Mc NIFF, J.M. & WOLFGANG, R.W., 1971. Ultrastructure of spermatozoa from the american oyster *Crassostrea virginica*. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 90, 3 : 275-282.

GALANGAU, M.V., 1969. Etude en microscopie électronique de la gamétogénèse de *Milax gagates*, Draparnaud 1801 (Gastéropodes - Pulmonés - Limacidae) ; évolution des ultrastructures au cours de la spermatogénèse chez différents types de mollusques. *Thèse Doct. Etat*, Univ. Montpellier : 80-91.

HERLIN-HOUTTEVILLE, P. & LUBET, P.E., 1975. The sexuality of pelecypod molluscs in intersexuality in the animal kingdom. Edit. by Reynbath, Springer-Verlag : 179-187.

KENK, V.D. & WILSON, B.R., 1985. A new mussel (Bivalvia, Mytilidae) from hydrothermal vents in the Galapagos rift zone. *Malacologia*, 26, 1-2 : 253-271.

LE PENNEC, M., HILY, A. & LUCAS, A., 1984. Structures gonadiques particulières d'un mytilidae profond des sources hydrothermales du Pacifique oriental. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 299, 18 : 725-730.

LE PENNEC, M., PRIEUR, D. & LUCAS, A., 1984. Studies on the feeding of a hydrothermal vent mytilid from the east Pacific rise. *Proc. 19th E.M.B.S.*, Plymouth : 159-166.

LE PENNEC, M. & HERRY, A., 1986. Data on the biology of a deep-sea hydrothermal vent mytilidae from the 13°N site (East Pacific Rise). *9th Symposium of the Unitas Malacologica*, Edinburgh, 1986 (in Press).

LONGO, F.J. & DORNFELD, E., 1967. The fine structure of the spermatid differenciation in the Mussel, *Mytilus edulis*. *J. Ultrastruct. Res.*, 20 : 462-480.

LUBET, P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (mollusques bivalves). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 23 : 387-548.

LUBET, P., 1976. Ecophysiologie de la reproduction chez les mollusques lamellibranches. *Haliotis*, 7 : 49-55.

LUCAS, A., 1965. Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. *Thèse Doct. Etat*, Univ. Rennes : 1-135.

LUCAS, A., 1971. Les gamètes des mollusques. *Haliotis*, 1, 2 : 185-214.

RIGBY, J.E., 1979. The fine structure of the oocyte and follicle cells of *Lymnaea stagnalis*, with special reference to the nutrition of the oocyte. *Malacologia*, 18 : 377-380.

HALIOTIS, 16 (1987) : 309 - 316

LIMITES LETALES THERMIQUES ET ACTION DE LA TEMPERATURE SUR LES GAMETOGENESES ET L'ACTIVITE NEUROSECRETRICE CHEZ LA MOULE (MYTILUS EDULIS ET M. GALLOPROVINCIALIS, MOLLUSQUE BIVALVE.

par

Pierre E. LUBET, Neji ALOUI

Laboratoire de Zoologie, Université de CAEN-BASSE-NORMANDIE, 14032-CAEN (France)

ABSTRACT : LETHAL LIMITS OF TEMPERATURE, ACTION OF TEMPERATURE ON GAMETOGENESIS AND NEUROSECRETORY ACTIVITY IN THE MUSSEL (M. galloprovincialis et M. edulis) Molluscs Bivalves.

Samples of Mytilus edulis (ME) from Agon (Manche) and M. galloprovincialis (MG) from Mèze (Mediterranean) were collected at the sexual resting stage and reared for one year at the following constant temperatures (ME : 4°, 7°, 10°, 14°, 17°C ; MG : 7°, 10°, 14°, 17°, 19°C). Both lower and upper lethal temperatures (LT50) were observed (ME = 0°, 23.5-25°C ; MG = 5.5-6°, 27.5-29°C). A"temperature window" as distrinct from the upper lethal temperature is apparent. At temperatures outside this "window" gametogenesis decreases or no longer occurs (oocyte lysis)/ Within the limits of this "window" temperature increase has no significanteffect on the rate of gametogenesis and spawning car occur at any temperature when the animals are mature. Reproductive strategies within this "temperature window" would appear to depend to a large extent on the availability of food.

Key words : Mytilus, reproduction, gametogenesis, temperature, neurosecretion.

RESUME :

M. edulis (ME) (Agon, Manche) et M. galloprovincialis (MG) (Mèze, Etang de Thau) prélevés au stade de repos sexuel ont été élevés une année à des températures constantes (ME : 4°, 7°, 10°, 14°, 17° ; MG : 7°, 10°, 14°, 17°, 19°C). Les valeurs du TL50 inférieur et supérieur ont été déterminées (ME = 0°, 23,5-25° C ; MG = 5,5°-6,1°, 27,5°-29° C). Il a été trouvé, pour ME et MG, une zone thermique sensible où la gamétogenèse est perburbée et l'animal devient stérile (lyse ovocytaire), la zone thermique supérieure étant distincte du TL50 et inférieure de 7 à 8° à celui-ci. A l'intérieur d'une "fenêtre thermique", la température ne semble pas exercer d'influence significative sur la cinétique des gamétogenèses, la maturation et les émissions de gamètes, une excellente corrélation ayant été observée entre l'activité des cellules neurosécrétrices et l'évolution des lignées germinales. Ces recherches expérimentales permettent de mieux comprendre la répartition géographique de ME et MG comme leur stratégie de reproduction, les stratégies de reproduction, à l'intérieur de la "fenêtre thermique" dépendant vraisemblablement de l'importance de l'apport nutritionnel.

Mots clés : Mytilus, reproduction, gamétogénèse, température, neurosecrétion.

INTRODUCTION

La moule, Mytilus edulis, présente une vaste répartition géographique et deux sous-espèces ont pu être distinguées (LUBET et al., 1984 ; DIXON et FLAVELL, 1986). Mytilus edulis-edulis est la plus septentrionale : côtes est des U.S.A., du Canada, Groenland, Islande, Mer Blanche, Norvège, Mer du Nord, Iles Britanniques, Manche et côtes atlantiques de la France jusqu'au Bassin d'Arcachon. M. edulis-galloprovincialis occupe une position plus péridionale et exclusivement européenne : sud des Iles Britanniques, côtes atlantiques de la France, de la péninsule ibérique et du Maroc

Tableau n° 1

SOUS-ESPECE	AGE EN MOIS	TL 50 INFERIEURE EN °C	TL 50 SUPERIEURE en °C
Mytilus edulis (ME)	12	Légèrement inférieure à 0° C	24-25
	18		24
	24-26		23,5-24
Mytilus galloprovincialis (MG)	12	5,5	29
	18	6	28-29
	24-26	6,5	27,5

Les limites létales inférieures et supérieures sont différentes pour les deux sous-espèces (Fig. 1), ce qui permet d'expliquer leur répartition géographique et le fait qu'elles soient sympatriques dans le sud des Iles Britanniques, en Manche, et sur les côtes atlantiques de la France où elles peuvent alors s'hybrider (LUBET et al., 1981). Les individus jeunes présentent une meilleure résistance que les adultes, quelle que soit la saison .

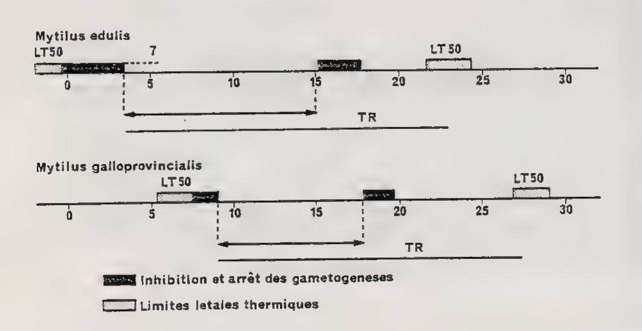


Fig. 1. - Limites létales thermiques et zones thermiques où les gamétogénèses sont altérées.
(LT_{50} : limite létale thermique ; TR : tissus de réserve)

littoral européen de la Méditerranée, Adriatique Mer Noire ; et côtes africaines de la Méditerranée ; Algérie et Tunisie jusqu'au Cap Bon.

Ces deux sous-espèces présentent en fonction de la latitude, d'importantes variations spatio-temporelles de leur cycle de reproduction qui ont déjà été analysées (LUBET, 1981) et sont diversement interprêtées par les auteurs. Les uns, comme NEWELL et al. (1982) les rapportent aux différences du flux d'énergie qui transitent à travers les populations étudiées, les autres (LUBET, 1983), sans contester l'importance de l'apport nutritionnel, ont essayé de préciser l'incidence de la température sur les stratégies de reproduction.

Cette étude qui complète les résultats acquis antérieurement sur M. edulis (LUBET, 1983) essaye d'apporter des données expérimentales nouvelles sur le problème, en particulier pour M. galloprovincialis.

MATERIEL ET METHODES

Les moules proviennent d'élevages : M. edulis (ME), Agon-Coutainville (Manche); M. galloprovincialis (MG), Mèze, Etang de Thau.

Températures létales (TL 50) : Plusieurs lots de 50 individus d'âge différent (12, 18, 24-26 mois) de ME et de MG ont été acclimatés progressivement (1 mois) à des températures de plus en plus basses ou élevées, aux différentes saisons de l'année. La valeur de TL 50 correspond à 50 % de mortalité pour une température donnée. Les animaux sont conservés à la lumière naturelle, nourris ad libitum par un mélange à parties égales d'algues unicellulaires (Platymonas, Dunaliella) et de levure de bière, la salinité (30 %) étant maintenue constante et l'oxygénation à saturation.

Elevages à température constante : Les protocoles utilisés ont été les mêmes que pour une étude antérieure effectuée sur ME (LUBET, 1983). Les animaux (200 par bacs de 150 l) ont été placés fin juin (période de repos sexuel) en élevage, adaptés progressivement (1 mois) à la température d'élevage choisie qui a été ultérieurement maintenue constante grâce à un thermostat. Les températures testées ont été respectivement de 4°, 7°, 10°, 14°, 17° pour ME et 7°, 10°, 14°, 17°, 19° pour MG. Les animaux ont été élevés un an, des prélèvements mensuels de 15 individus étant effectués pour l'étude histologique : fixation au liquide de BOUIN-HOLLANDE, coloration des coupes au trichrome de PRENANT-GABE, détermination de l'index gonadique en suivant la méthode de BAYNE et al.(1978). Les conditions d'élevage sont identiques à celles décrites ci-dessus mais les animaux sont gardés à l'obscurité.

Les témoins de référence, examinés aux mêmes dates que les animaux en expérience proviennent d'Agon pour ME et Mèze pour MG.

RESULTATS

1) TL 50 - Les résultats sont exprimés dans le tableau n° 1 :

2) Action de la température sur les gamétogenèses

2.1 Initiation des gamétogenèses: Comme nous l'avions déjà signalé (LUBET, 1983), la reprise de l'activité sexuelle (multiplication goniale) a lieu simultanément dans tous les élevages de ME et MG, aux différentes températures et en même temps que dans les stations témoins. L'initiation de la gamétogenèse ne dépend pas de la température au moment de la reprise d'activité germinale mais d'un "programme antérieur" dont les facteurs restent à préciser (Fig. 2).

2.2 Arrêt du cycle sexuel : A partir de la fin du mois de mai (11 mois d'élevage), nous avons noté, dans tous les lots expérimentaux (ME et MG) un ralentissement ou un arrêt total de l'activité génitale, avec diminution significative de l'index gonadique et abondant développement du tissu de réserve. Les mêmes phénomènes cytologiques ont été observés chez les témoins, les résultats étant similaires à ceux obtenus antérieurement chez ME (LUBET, 1983).

Une fois le cycle sexuel initié, la durée du cycle sexuel annuel ne semble pas être modifiée de façon significative par l'élevage aux différentes températures testées, la durée du cycle dépendant vraisemblablement d'un "programme antérieur" ou peut être soumise à une "horloge interne".

2.3 Zones thermiques perturbant les gamétogenèses : Les gamétogenèses sont perturbées dans des zones thermiques basses et élevées.

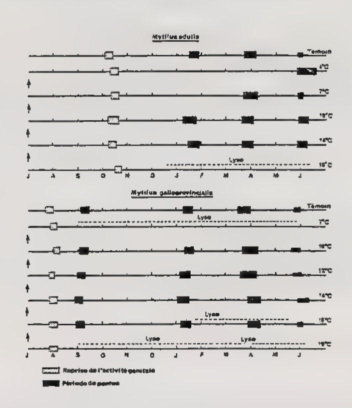


Fig. 2. - Résultats des élevages expérimentaux de Mytilus edulis et M. galloprovincialis élevés pendant une année à température constante.

ME : L'évolution de la gamétogenèse reste très lente à 4° C (ponte ou spermiation après 11 mois d'élevage) mais reste normale avec une faible lyse ovocytaire. Elle est encore ralentie à 7° C.

Dans les élevages effectués à 17°, la gamétogenèse est perturbée : cytolyse de spermatocytes I et II chez les mâles, atrésie ovocytaire constante et totale bien que les multiplications spermatogoniales et ovogoniales aient lieu. Il n'y a jamais de ponte et l'activité gonadique se réduit progressivement après 10 mois d'élevage, laissant la place à un abondant tissu de réserve.

MG : Les mêmes phénomènes de cytolyse ont été trouvés à 6-7° C et à 19° C, de façon identique à ceux décrits ci-dessus pour ME, élevée à 17° C. Nous n'avons observé ni ponte, ni spermiations.

Ces résultats qui confirment et précisent les données antérieures permettent de suggérer l'existence de zones thermiques, inférieures et supérieures qui perturbent les gamétogenèses : ralentissement des cinétiques, phénomènes de cytolyse, absence de ponte et de spermiation. Il faut noter que la zone thermique supérieure reste distincte de TL 50 (Fig. 1).

Si les températures élevées perturbent les gamétogenèses, le tissu de réserve reste normal à l'examen cytologique et même se développe alors que les tubules gonadiques régressent. Les recherches histochimiques et ultrastructurales révèlent la présence de glycogène abondant dans les cellules vésiculeuses et de glycogène, de lipides neutres et de glycoprotéines dans les cellules adipo-granuleuses. L'activité du tissu de réserve ne cesse qu'à la mort de l'individu (TL 50 supérieur). Ce comportement permet de comprendre pourquoi le tissu de réserve peut accumuler des métabolites pendant la période la plus chaude de l'année alors que le cycle sexuel se ralentit puis s'arrête.

2.4 Maturation et émission des gamètes : A l'intérieur des "fenêtres thermiques" définies précédemment et comprises entre les zones thermiques affectant les gamétogenèses, la température ne semble pas exercer une influence significative sur les cinétiques de gamétogenèses.

Les dates des pontes ou spermiations observées dans les conditions naturelles ou en élevage aux différentes températures sont superposables (Fig. 2). Pour ME à 7° C et MG à 10° C, nous avons noté une fécondité très réduite pour la première ponte, avec une forte lyse ovocytaire. Par ailleurs, il est intéressant de constater qu'il n'existe pas, à l'intérieur de la "fenêtre thermique" de température minimale spécifique de ponte comme c'est le cas chez les Ostreidae, la ponte ayant lieu, au moment de la maturation gamétique, quelle que soit la température à l'intérieur de la fenêtre, l'émission des gamètes étant déclenchée par une brusque modification des facteurs externes provoquant des spermiations qui stimulent les pontes (LUBET, 1959).

3) Action de la température sur l'activité des cellules neurosecrétrices des ganglions cérébroïdes (Fig. 3)

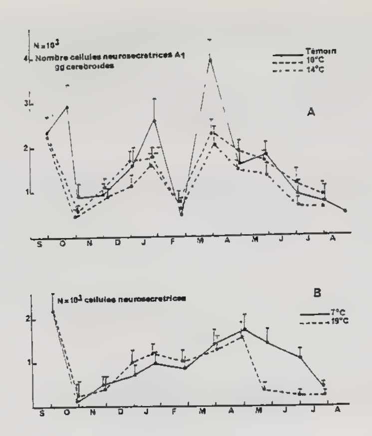


Fig. 3. - Action de la température sur l'activité des cellules neurosécrétrices de Mytilus galloprovincialis élevées à différentes températures.

Des recherches cytologiques et expérimentales antérieures (ILLANES et LUBET, 1980 ; LUBET et MATHIEU, 1978) ont montré que l'on pouvait établir une corrélation significative entre l'activité des cellules neurosecrétrices (CNS) des ganglions cérébroïdes et le déroulement des gamétogenèses. Ces neurohormones exerceraient un contrôle sur les mitoses goniales, les synthèses d'ARN et ADN et la vitellogenèse (LUBET et al., 1986).

Les variations du nombre de CNS en activité sont similaires, chez les témoins et les animaux élevés aux différentes températures, à l'intérieur de la "fenêtre thermique". Par contre, dans les zones thermiques perturbant les gamétogenèses, le nombre de CNS en activité est réduit de façon significative.

Dans tous les cas, nous constatons une chute du nombre des CNS à la fin du mois de mai (ME, MG et témoins) correspondant à l'arrêt annuel du cycle de reproduction. Enfin, avant chaque ponte ou spermiation, on assiste à une diminution hautement significative du nombre de CNS en activité, avec des images de transit axonal des granules élémentaires. Ces résultats confirment et complètent ceux obtenus antérieurement pour ME (LUBET, 1983). Nous avions émis l'hypothèse d'une "horloge interne" déterminant la rythmicité des pontes ou spermiation. Il est plus vraisemblable qu'il s'agit d'un effet de rétroaction exercé sur les CNS par les gamètes mûrs, ces deux hypothèses n'étant pas contradictoires.

CONCLUSIONS

Le comportement de ME et MG vis-à-vis de l'action de la température permet d'abord d'expliquer la répartition géographique des deux sous-espèces de Mytilus edulis, encore que des génotypes aient pu être sélectionnés le long d'une cline latitudinale en fonction de leurs adaptations thermiques.

La température agit pour ralentir puis perturber les gamétogenèses dans deux zones thermiques sensibles pour laquelle l'espèce devient inapte à se reproduire du fait de la lyse ovocytaire. Ces zones thermiques sont différentes pour ME et MG, toutefois pour les deux sous-espèces, la zone thermique supérieure est distincte (7 à 8° C) de la TL 50 supérieure. L'activité du tissu de réserve ne semble pas être perturbée entre les limites létales thermiques, son développement devenant maximum lorsque l'activité reproductrice qu'il soutient diminue puis s'arrête, ce qui correspond aux périodes de bloom planctonique et aux saisons les plus chaudes de l'année. Ce comportement permet de comprendre en partie la programmation du cycle sexuel annuel, le tissu de réserve stockant l'énergie nécessaire à sa réalisation en automne et en hiver.

L'action de la température, à l'intérieur de la "fenêtre thermique" qui est "large" (à peu près 10° C) ne semble pas exercer d'incidence significative sur le déroulement des gamétogenèses. La fécondité, l'amplitude des périodes de reproduction dépendrait alors directement des flux d'énergie transitant à travers les populations comme l'établit NEWELL et al. (1982) pour différentes stations de ME de la côte est des USA.

Mytilus edulis présente donc une stratégie de reproduction opportuniste, très différente de celle des Ostreidae (Ostrea edulis, Crassostrea gigas) (LUBET, 1981), espèces pour lesquelles une augmentation de température accélère les gamétogenèses, à l'intérieur de la "fenêtre thermique" et nécessitant une température spécifique minimale pour l'émission des gamètes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAYNE, B.L., HOLLAND, D.L., MOORE, M.N., LOWE, D.M. et WIDDOWS, J., 1978 - Further studies on the effect of the stress in the adult and on the eggs of Mytilus edulis L. J. mar. biol. Ass. U.K., 58 : 825-841.

DIXON, D.R. et FLAVELL, N., 1986 - A comparative study of the chromosomes of Mytilus edulis L. et Mytilus galloprovincialis Lmk. Ibid., 66 : 219-228.

ILLANES, J. et LUBET, P., 1980 - Etude de l'activité neurosecrétrice au cours du cycle sexuel annuel chez la Moule (Mytilus edulis L.) (Moll. Lamellibranche). Bull. Soc. Zool. Fr., 105 : 141-145.

LUBET, P., 1959 - Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Moll. Bivalves). Mém. I.S.T.P.M., Paris, 24 (3) : 396-545.

LUBET, P., 1981 - Action de la température sur le cycle de reproduction des Lamellibranches. Bull. Soc. Zool. Fr., 106 : 283-292.

LUBET, P., 1983 - Experimental studies on the action of temperature on the reproductive activity of the Mussel (Mytilus edulis L.). J. Malacol. Stud. London, 12 A : 100-105.

LUBET, P. et MATHIEU, M., 1978 - Experimental studies on the control of annual reproductive cycle in pelecypod Molluscs. Gen. Comp. End., 34 : 109.

LUBET, P., GIMAZANE, J.P. et PRUNUS, G., 1981 - Etude du cycle de reproduction de Mytilus galloprovincialis à la limite de son aire de répartition. Haliotis, 11 : 157-170.

LUBET, P., MASSON, M., PRUNUS, G. et BUCAILLE, D., 1984 - Recherches expérimentales sur l'hybridation Mytilus edulis x M. galloprovincialis. Bull. Soc. Zool. Fr., 87-98.

LUBET, P., ALBERTINI, L. et ROBBINS, I., 1986 - Recherches expérimentales au cours de cycles annuels sur l'action gonadotrope exercée par les ganglions cérébroïdes sur la gamétogenèse chez la Moule Mytilus edulis L. (Moll. Bivalve). C.R. Acad. Sc. Paris, (sous presse).

NEWELL, R.J., HILBISH, T.J., HOEHN, R.K. et NEWELL, J.C., 1982 - Temporal variation in the reproductive cycle of Mytilus edulis from localities on the east coast of the United States. Biol. Bull., 162 : 299-310.

HALIOTIS, 16 (1987) : 317 - 326

REPRODUCTION ET RECRUTEMENT DE *MYTILUS EDULIS* L.CULTIVEE SUR LES BOUCHOTS DU BASSIN DE MARENNES-OLERON.

Par

BOROMTHANARAT S.*, DESLOUS-PAOLI J.M.**, HERAL M.**

** Prince of Songkla Univ. Fac. Nat. Res., Dept. Aqu. Sci., HAT-YAI 90010 SONGKLA (THAILANDE).*
***IFREMER, Lab. Nat. Ecosys. Conch., B.P. 133 17390 LA TREMBLADE (FRANCE).*

ABSTRACT : REPRODUCTION AND RECRUITMENT OF *MYTILUS EDULIS* REARED ON THE CRAWLS IN THE BAY OF MARENNES-OLERON.

Observations on the gonads of 50 mm mussels, made during 1983 and 1984, showed that the onsert of gametogenesis occurred during September and that the gonads reached maturity in December. Spawning took place from early February to April at temperatures from 10 to 12°C. The flesh had a high water content at the beginning of the spawning period. The pelagic life of the larvae lasts about 30 days with settlement occurring in June when some 90 to 100 spats settle on 1 cm of rope per day. The intensity of recruitment was 56.10^4 and 722.10^4 larvaes on rope corresponding to a square meter during 1983, and between 28.10^4 and 81.10^4 during 1984.

Key-words : *Mytilus edulis*, reproduction, recruitment, crawl.

RESUME : L'observation des tissus du manteau de *Mytilus edulis*, de 50 mm, en 1983 et 1984, montre que le début de la gamétogenèse a lieu au mois de septembre, les gonades étant mûres au mois de décembre. L'émission des gamètes commence au début du mois de février, à une température comprise entre 10 et 12°C, et se poursuit jusqu'au mois d'avril, le début de la ponte étant marqué par une brusque remontée de la teneur en eau des tissus. La vie pélagique des larves semble durer une trentaine de jours, et la période de recrutement la plus importante correspond à la fixation de 90 à 100 larves par jour et par centimètre de corde en fibres de coco, et se produit au mois de juin. L'intensité du recrutement évolue entre 56.10^4 et 722.10^4 larves par équivalent m^2 de corde en 1983 et 28.10^4 et 81.10^4 en 1984.

Mots-clés : *Mytilus edulis*, reproduction, recrutement, bouchot.

INTRODUCTION

En raison de son intérêt commercial, la reproduction de *Mytilus edulis* a fait l'objet de nombreuses études et de revues de synthèse, par Seed (1976), Bayne (1976c), Sastry (1979) et Mackie (1984). Sur la côte atlantique française, le cycle de reproduction de *Mytilus edulis* a été étudié en détail dans des populations naturelles (Lubet, 1959 ; Lubet et Le Gall, 1967 ; Mathieu et al., 1982), ainsi qu'en Manche sur des filières d'élevage (Dewarumez, 1982). Or le cycle de reproduction conditionne directement le calendrier des recrutements de jeunes moules ; sa connaissance est donc indispensable au maintien des stocks en élevage, car en France la mytiliculture repose uniquement sur la collecte du

naissain naturel (Lubet, 1959 ; Dardignac-Corbeil, 1975, 1986). En général, les fixations de larves de moules sont variables aussi bien en fréquence qu'en quantité (Dare, 1973 ; Dare et Davies, 1975). Quelquefois elles atteignent des densités très élevées comme en Norvège dans le Fjord d'Oslo où le recrutement atteint 600 000 individus par m^2 pour un mois (Bohle, 1971). Bayne (1976) a souligné l'importance de la nature du substrat pour les fixations. De plus, un recrutement en deux temps a parfois pu être observé avec une première fixation massive de larves dans la couche d'eau superficielle bien éclairée (Verwey, 1952 ; Bayne, 1964), puis une migration importante par flottaison des jeunes individus vers des substrats attractifs et libres (De Blok et Geelen, 1958). Dans le bassin de Marennes-Oléron, les secteurs de collecte du naissain sont principalement situés sous l'influence océanique et en position intertidale. La collecte se fait traditionnellement, soit directement sur les pieux de bouchots où se développent les moules, soit sur des cordes en fibres de coco au lieu dit les Saumonards (fig. 1) avant qu'elles soient transférées vers les différents secteurs de culture.

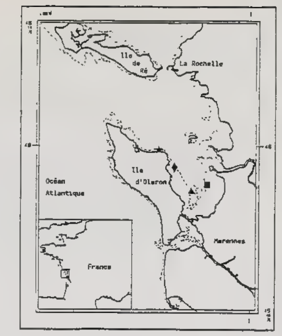


Figure 1 : Le bassin de Marennes-Oléron et les secteurs mytilicoles de Boyardville (♦), de St Froult (■) et des Saumonards (★). (▲) Secteur des Doux : pêche de larves.

MATERIEL ET METHODES :

La moyenne mensuelle de la température est obtenue à partir des mesures faites en surface et au fond en flot lors d'une marée de vives eaux et d'une marée de mortes eaux.

L'observation des phénomènes, se déroulant pendant le cycle de maturation de la gonade a été faite sur 50 individus de taille comprise entre 45 et 60 mm, récoltés mensuellement sur les pieux de bouchots de Boyardville et St Froult (fig. 1).

La classification des stades repose sur les critères macroscopiques décrits par Bayne et Thompson (1970). Sur chaque moule, le sexe est déterminé ainsi que les stades de reproduction : stade I (début de développement), stade II (développement), stade III (gonade mûre, ponte partiellement émise), stade 0 (repos sexuel).

Les pêches de plancton sont effectuées grâce à deux filets, l'un de surface avec un vide de maille de 60 um, et l'autre à 1 m du fond avec un vide de maille de 120 um. Les pêches pratiquées à contre courant, à mi marée aux Doux (fig. 1) durent 5 mn à une vitesse de 2

noeuds, permettant la filtration de 15 m^3 d'eau. Les échantillons sont fixés au formol à 4 % et les larves sont classées en stades petite (L 0,15 mm), moyenne (0,15 mm L 0,21 mm) et grosse (L 0,21 mm), dénombrées par 6 lectures sur une cellule à numérations quadrillées en mm^2.

La fixation des larves a été étudiée aux Saumonards, à un niveau intertidal correspondant à une émersion moyenne annuelle de 5 %. Des cordes en fibres de coco de 13 mm de diamètre ont été positionnées horizontalement à 1 m du sol, pour des périodes d'un mois ou de 15 jours successives. Au laboratoire, 5 à 10 cm de cordes sont dilacérés pendant 3 mn dans de l'hypochlorite de sodium à 20 % (Davies, 1974) et filtrés sur deux tamis de maille 0,2 et 0,1 mm, rincés à l'eau douce pour séparer le "naissain primaire" (Bayne, 1964). Le refus de tamis est coloré au Rose Bengale et conservé dans une solution tamponnée de formol à 4 %. Les comptages et mensurations sont effectués dans une cuve quadrillée en plexiglass avec une maille de 25 mm^2. Pendant la période optimale de fixation, les naissains sont classés en sept groupes selon les recommandations de Bayne (1964) et Kajihara et Oka (1980) correspondant aux stades I (0,1 à 0,124 mm), stade II (0,125 à 0,249 mm), stade III (0,250 à 0,499), stade IV (0,5 à 0,999 mm), stade V (1 à 1,499 mm), stade VI (1,5 à 2,999 mm), stade VII (3 à 5,999 mm).

RESULTATS

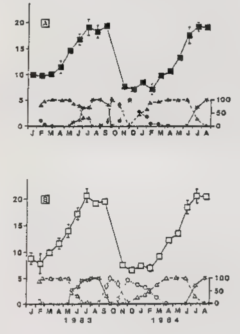


Figure 2 : Evolution saisonnière de la température, et du pourcentage des différents stades du cycle sexuel de *Mytilus edulis* dans le secteur de Boyardville (A) et St Froult (B). (▲) stade III, (★) stade 0 ; (♦) stade I ; (●) stade II.

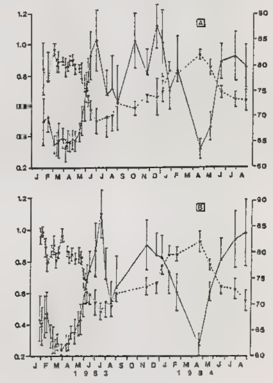


Figure 3 : Evolution saisonnière des poids de chair sèche (▲) et de la teneur en eau (★) d'une moule standard de 50 mm cultivée à Boyardville (A) et à St Froult (B). Barres verticales : écart-type.

Le cycle sexuel est identique dans les deux secteurs étudiés (fig. 2) ainsi que l'évolution des poids de chair sèche (fig. 3). La ponte débutant au mois de février, entraîne une décroissance du poids de chair sèche. Après chaque ponte on constate une diminution du poids de chair sèche ainsi qu'une augmentation de la teneur en eau des tissus (fig. 3). Les pontes étant partielles et non synchrones, il est difficile d'en définir le nombre. Après la période de ponte principale, les gonades commencent à montrer le stade 0 caractéristique de la phase de repos sexuel (début juin). A la fin du mois de juin. Fin juillet, elles sont complètement vides. L'épaississement du manteau au début du mois de septembre (stade I) indique le début de la gamétogenèse, les gamètes étant visibles à partir du mois de novembre (stade II) et mûres au mois de décembre (stade III) (fig. 2).

Le sex-ratio n'est pas significativement différent de 1/1 (test de similitude maximum, Sokal et Rohl, 1973) (tableau 1) sauf dans le secteur de Boyardville où au mois de juillet un biais peut venir du fait que seulement 15 % des individus sont encore sexables.

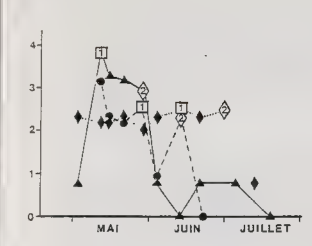
Tableau 1 : Evolution du pourcentage de femelles et de mâles dans les populations de *Mytilus edulis* cultivées à Boyardville et St Froult et comparaison par un test de similitude maximum G.

Mois	Boyardville Nombre total	Boyardville % composition femelle	Boyardville % composition mâle	Boyardville G	St Froult Nombre total	St Froult % composition femelle	St Froult % composition mâle	St Froult G
1983								
Janvier	-	-	-	-	50	48,00	52,00	0,020
Février	100	56,00	44,00	1,212	200	50,50	49,50	0,005
Mars	250	51,20	48,80	0,100	200	53,50	46,50	0,845
Avril	200	51,00	49,00	0,045	150	47,33	52,66	0,327
Mai	200	44,00	52,50	1,328	200	43,00	43,00	0
Juin	150	29,33	32,66	0,172	100	6,00	14,00	2,503
Juillet	100	3,00	12,00	4,496*	100	1,00	2,00	0
Août	50	-	-	-	50	-	-	-
Septembre	50	-	-	-	50	-	-	-
Octobre	50	-	18,00	-	-	-	-	-
Novembre	50	30,00	70,00	7,405*	50	44,00	56,00	0,737
Décembre	50	52,00	48,00	0,020	50	46,00	54,00	0,327
1984								
Janvier	50	52,00	48,00	0,020	50	44,00	56,00	0,737
Février	50	44,00	56,00	0,501	50	44,00	56,00	0,737
total	1 350	37.77	40,74	1,435	1 300	39,23	37,31	0,579

* Différence significative P 0,05

– Les gamètes ne peuvent pas être observées

Des pêches de larves effectuées durant les mois de mai, juin et juillet 1983 font apparaître une présence massive de larves petites du 11 jusqu'au 28 mai. L'évolution (fig. 4) des larves petites du 11 mai (1) et du 28 mai (2) en larves moyennes et grosses se fait en 33 jours (4,7 semaines).



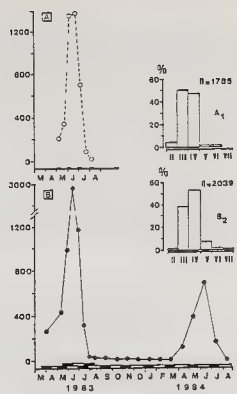


Figure 4 : Evolution du log. de la densité des larves petites (▲), moyennes (●) et grosses (♦) dans 15 m^3 d'eau.
(1) période d'évolution planctonique de l'émission du 11 mai
(2) période d'évolution planctonique de l'émission du 28 mai.

Figure 5 : Densité de fixation des naissains de *Mytilus edulis* sur des cordes après une immersion des collecteurs de 2 semaines (A) et 4 semaines (B). L'échelle en noir et blanc indique les périodes d'échantillonnage. Les insertions montrent la distribution des post-larves âgées de 2 semaines (A_1) et de 4 semaines (B_1)

Les fixations de naissains sur les cordes en fibres de coco s'observent dès le mois d'avril et atteignent leur maximum pendant tout le mois de juin (fig. 5). Pendant cette période, en 1983, l'intensité de fixation est de 94 $\pm$ 4 naissains par jour et par centimètre de corde en fibres de coco, alors qu'en 1984 elle est quatre fois moindre. Sur les collecteurs tous les stades d'évolution larvaire ont été recensés à l'exception du premier correspondant aux larves D. Les mieux représentés sont les individus de 0,25 à 0,499 mm (stade III) pour les collecteurs posés pendant 15 jours, et ceux de 0,5 à 0,999 mm (stade IV) pour les collecteurs posés pendant un mois (fig. 5). Quelques larves continuent à se fixer pendant toute l'année.

DISCUSSION

Selon Lubet (1959) le rapport de 1/1 entre mâles et femelles est le plus commun chez les moules. C'est ce que l'on observe globalement tant à Boyardville qu'à St Froult et à chaque saison à St Froult. A Boyardville, en octobre et novembre 1983, le développement des mâles

est plus précoce que celui des femelles. On peut penser à une insuffisance dans la satisfaction des besoins bioénergétiques des moules femelles à cette station pendant cette saison. En effet, divers auteurs tels Kennedy (1983) sur des populations d'huîtres, Sastry (1968) sur *Argopecten irradians* ont montré que la quantité de nourriture disponible est un facteur pouvant influencer le sex-ratio car la croissance des ovocytes nécessite plus d'énergie que celle des spermatozoïdes. Par ailleurs, Awati et Rai (1931) cités par Kennedy (1983) ont trouvé que l'infestation des huîtres *Ostrea cucullata* par des pinnothères qui interfèrent avec la prise de nourriture par l'huître, aboutit à une modification du sex-ratio en faveur des mâles. A Boyardville, en octobre-novembre, la conjonction des deux facteurs peut être observée, il y a moins de nourriture et les pourcentages d'infestation par les pinnothères sont plus élevés qu'à St Froult.

De tous les facteurs pouvant influencer la reproduction, c'est la température du milieu qui a reçu le plus d'attention. Dès que la température diminue, au mois de septembre, on constate la disparition du stade de repos (stade 0) et l'initiation de la gamétogenèse. Cependant cette initiation n'est pas sous l'influence de la température puisque Lubet (1983) met en évidence qu'elle se produit toujours au mois de septembre, quelle que soit la température, en expérience ou dans le milieu naturel. Toutefois, la température conditionne la vitesse avec laquelle se produit la gamétogenèse (Lubet, 1983), ce qui pourrait expliquer que la maturité des gamètes est plus précoce en terme de pourcentage d'individus (stade III) dans le secteur de Boyardville que dans le secteur de St Froult. Cette précocité pourrait aussi être le fait des différences de niveau et de qualité de nourriture que l'on rencontre dans ces deux secteurs (Héral et al., 1982). La période de ponte (stade III) débute en février à des températures comprises entre 7,1 et 9,8°C selon l'année et le secteur. Elle se termine en juin à des températures comprises entre 16,8 et 18,5°C, la ponte principale se produisant entre 10 et 12°C. Ceci est en accord avec les observations de Fusui et al. (1980) en Chine. De même Illianes (1979) montre que l'augmentation de la température entre 12 et 17°C inhibe la maturation sexuelle et la ponte. Ceci pourrait expliquer qu'à Marennes-Oléron les pontes sont de faible importance après la fin du mois de mars et le début d'avril. Selon Allen (1955) la ponte peut se poursuivre aussi longtemps que la limite supérieure de 19°C n'est pas dépassée. Toutefois Allen (1955) et Fusui et al. (1980) signalent qu'en dessous de 10°C, au printemps, l'émission des gamètes a peu de chance de donner lieu à un recrutement.

En raison de la longue phase méroplanctonique des larves de moules, 3 à 4 semaines selon Bayne (1976b), 5 à 6 semaines selon Kautsky (1982), il est difficile, vu l'importance des courants de marée, d'être sûr de l'origine des larves, de même la durée de leur phase pélagique. Un calcul portant sur un pic dans la période de ponte aux alentours du 5 avril 1983 suivi d'un pic dans le recrutement entre le 12 et le 17 juin donnerait une durée de vie larvaire d'environ 9 à 11 semaines ce qui semble élevé bien que des périodes de 3 à 4 mois aient été avancées par Matthews (1910) à partir d'expériences en laboratoire.

Cependant l'apparition massive de larves les 11 et 28 mai 1983 ramène la durée de vie planctonique à 5 semaines, les fortes émissions précédentes donnant vraisemblablement peu de recrutement sur place.

Il existe une littérature abondante relative aux effets combinés de la température et de la salinité sur les larves de moules (Bayne, 1976b ; Sastry, 1979). Des expériences en laboratoire (Hrs-Brenko et Calabrese, 1969) ont défini des conditions optimales de croissance. Toutefois Bayne (1965) a pu montrer qu'il existe des écarts chez des populations différentes d'une même région (Danemark). Ceci semble démontrer une grande plasticité dans les réactions aux conditions environnementales.

A Marennes-Oléron, en 1983, de fortes densités de larves dans le plancton se recontrent le 11 mai, à une température d'environ 14°C et une salinité de 30 ‰. Une insuffisance dans la nourriture disponible en avril peut expliquer une mortalité larvaire ou une longue durée de vie méroplanctonique, car la poussée phytoplanctonique n'est effective qu'en mai (Hérai et al., 1982).

La fixation observée pendant l'immersion des cordes de coco durant 2 ou 4 semaines correspond principalement au captage de stade III. On peut penser que même les stades IV observés se sont fixés au stade III en admettant une croissance équivalente à celle décrite par Bayne (1964) de 0,025 $mm.j^{-1}$. Une telle croissance permet de passer d'une taille de 0,250 mm (stade III) à 0,6 mm puis 0,950 mm (stade IV) respectivement en 2 et 4 semaines.

Pendant la période de recrutement en mai-juin 1983, il n'a pas été observé de différence marquante du nombre moyen de fixation par jour et par centimètre entre les collecteurs exposés 4 ou seulement 2 semaines avec respectivement 98 et 91 fixations de larves par jour. Ceci permet de dire que pendant l'optimum de la période de recrutement, il se fixe sur les cordes de coco entre 90 et 100 larves par jour et que ce type de collecteur est suffisamment attractif pour prévenir une migration vers d'autres supports. Contrairement à ce qui a pu être observé dans d'autres localités (Seed, 1969, 1976) où la période de recrutement de *Mytilus edulis* est étalée dans le temps, dans le bassin de Marennes-Oléron, celle-ci est groupée et a lieu une fois par an.

Les petits individus de plus d'un millimètre trouvés en petit nombre tout au long de l'année peuvent provenir de migrations. Ce phénomène n'est pas comparable aux deux périodes de recrutement étalées dans le temps décrites par le Gall (1970) sur les côtes normandes respectivement en février-mars et fin mai-début juin. Dans notre étude, le fait que, aussi bien en 1983 qu'en 1984, le maximum de recrutement soit observé en juin, implique que les collecteurs doivent être placés au bon moment (Dare et al., 1983). Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que pendant cette courte période, le nombre de larves fixées est largement excédentaire avec un minimum de 279 133 $ind.m^2$ de corde. Il en résulte que pendant 4 mois (mars à juin) la mise en place de collecteurs fournira un nombre suffisant de naissains pour obtenir une récolte satisfaisante l'année suivante avec une densité de 3 575 $ind.m^2$ de bouchot une fois les collecteurs transplantés (Boromthanarat, 1986).

Le nombre de naissains par collecteur varie beaucoup d'une localité à une autre, en fonction de la nature du collecteur, et en fonction des conditions environnementales. Le tableau 2 regroupe un certain nombre de données.

Tableau 2 : Intensité de recrutement de *Mytilus edulis* dans différentes conditions par mètre de collecteur.

Auteurs	Nature collecteur	Intensité Ind.m^2
BOHLE (1971)	Fibre synthétique	240 000 - 600 000
DARE et DAVIES (1975)	Synthétique bouclé	150 000 - 320 000
DARE (1976)	Synthétique bouclé	198 944
INCZE et al. (1978)	Corde de manille	20 000 - 700 000
SUTTERLIN et al. (1981)	Polypropylène	20 000 - 75 798
ROMARE et al. (1982)	Bande en fibre de Polypropylène	100 000 - 150 000
Cette étude (1983)	Corde de coco	563 164-7 219 512
Cette étude (1984)	Corde de coco	279 133-1 811 918

Le recrutement observé dans le bassin de Marennes-Oléron est le plus dense de tous ceux décrits dans la littérature malgré les variations annuelles entre 1983 et 1984 comme celà a été observé par Dare et al. (1983). Cette capacité de recrutement constitue d'ailleurs une gêne pour les autres conchyliculteurs du bassin car les huîtres en élevage sont régulièrement recouvertes par un captage naturel de moules.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN F.E., 1955. Identity of breeding temperatures in Southern and Northern Hemisphere species of *Mytilus* (Lamellibranchia). *Pac. Sci.*, 9 : 107-109.

BAYNE B.L., 1964. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *J. Anim. Ecol.*, 33 : 513-523.

BAYNE B.L., 1965. Growth and the dealy of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia*, 2 : 1-47.

BAYNE B.L., 1976a. Marine mussels : their ecology and physiology. IBP 10 Cambridge University Press, Cambridge, 506 p.

BAYNE B.L., 1976c. Aspects of reproduction in bivalve molluscs, *In* : Estuarine processes, M. Wiley (ed.). Academis Press, New-York, Vol. I, p. 432-448.

BAYNE B.L. et THOMPSON R.J., 1970. Some physiological consequences of keeping *Mytilus edulis* in the laboratory. *Helgol. Wiss. Meersunters*, 20 : 526-552.

BOHLE B., 1971. Settlement of mussel larvae (*Mytilus edulis*) on suspended collectors in Norwegian waters, *In : Proc. 4th Europ. Mar. Biol. Symp.*, D.J. CRISP (ed.), Cambridge University Press, London : 63-69.

BOROMTHANARAT S., 1986. Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France). Aspects biologique et bioénergétique. Thèse Doctorat Sp., Université Aix-Marseille II : 142 p.

CHIPPERFIELD P.N.J., 1953. Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* in British waters. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 32 : 449-476.

DARDIGNAC-CORBEIL M.J., 1975. La culture des moules sur bouchots. *Science et Pêche* , 244 : 10 p.

DARDIGNAC-CORBEIL M.J., 1986. La mytiliculture traditionnelle. In Aquaculture, Tech. et Doc., Lavoisier Ed., 1 (2) : 285-344.

DARE P.J., 1973. Seasonal changes in meat condition of sublittoral mussels (*Mytilus edulis*) in the Conway Fishery, North Wales. ICES, C.M. 1969, *Shellfish Comm.*, Doc. n° 31, 6 p.

DARE P.J., 1976. Settlement, growth and production of the mussel, *Mytilus edulis* L. in Morecambe bay, England. Fishery Investigation, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, London, 2 (28) : 1-25.

DARE P.J. et DAVIES G., 1975. Experimental suspended culture of mussels (*Mytilus edulis*) in Wales using spat transplanted from a distant settlement ground. *Aquaculture*, 6 : 257-274.

DARE P.J., EDWARDS D.B. et DAVIES G., 1983. Experimental collection and handling of spat mussels (*Mytilus edulis* L.) on ropes for intertidal cultivation. *Fish. Res. Tech. Rep., MAFF, Direct Fish. Res.*, Lowestoft (74) : 23 p.

DAVIES G., 1974. A method for monitoring the sparfall of mussels (*Mytilus edulis* L.). *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 36 : 27-34.

DE BLOCK J.W. et GEELEN H.J., 1958. The substraction required for the settling mussels (*Mytilus edulis* L.). *Arch. Neerl. Zool.*, 13 (suppl.) : 446-460.

DEWARUMEZ J.M., 1982. Etude de la croissance de la moule (*Mytilus edulis*). Rapport de la Station Marine de Wimereux, Université de Lille : 1-43.

FUSUI Z., YICHAO H., SHUYING L., XIANGSHENG L. et JIANGHU M., 1980. The breeding seasons of mussels (*Mytilus edulis* L.) in Jaozhon Bay, Shandong Province, *China. Oceanol. Limnol. Sin.*, 11 : 341-350.

HERAL M., RAZET D., DESLOUS-PAOLI J.M., BERTHOME J.P. et GARNIER J., 1982. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 46 : 97-119.

HRS-BRENKO M. et CALABRESE A., 1969. The combined effects of salinity and temperature on larvae of the mussel *Mytilus edulis. Mar. Biol.*, 4 : 224-226.

ILLIANES J., 1979. Recherches expérimentales sur la neurosécrétion de la moule, *Mytilus edulis* L.. Thèse Doc. Sp., Univ. Caen.

INCZE L.S., PORTER B. et LUTZ R.A., 1978. Experimental culture of *Mytilus edulis* L. in a northern estuarine gradient : growth, survival and recruitment. *Proc. World Maricul. Soc.*, 9 : 523-541.

KAJIAHARA T., O. K. A. M., 1980. Seasonal occurrence of marine mussel plantigrades in Tokyo harbor. *Jap. Soc. Sci. Fish.*, 46 : 145-148.

KAUTSKY N., 1982. Quantitative studies on the gonad cycle fecundity, reproductive output and recruitment in a Baltic *Mytilus edulis* L. population. *Mar. Biol.*, 68 : 143-160.

KENNEDY V.S., 1983. Sex ratios in oysters, emphasizing *Crassostrea virginica* from Chesapeake Bay, Maryland. *Veliger*, 25 : 329-338.

LE GALL P., 1970. Etudes des moulières normandes, renouvellement, croissance. *Vie et Milieu*, Ser. B : Océan 21 : 545-590.

LUBET P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. *Rev. Trav. Inst. Scient. Tech. Pêches Marit.*, 23 : 387-548.

LUBET P., 1983. Experimental studies on the action of temperature on the reproductive activity of the mussel (*Mytilus edulis* L., Mollusca, Lamellibranchia). *J. moll. Stud.*, Suppt 12A : 100-105.

LUBET P. et LE GALL P., 1967. Observations sur le cycle sexuel de *Mytilus edulis* L. à Luc sur Mer. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10 : 303-307.

LUBET P., GIMAZANE J.P. et PRUNUS G., 1981. Etude du cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) (Moll. Lamell.) à la limite de son aire de reproduction. Comparaison avec les autres secteurs de cette aire. *Haliotis*, 11 : 157-170.

MACKIE G.I., 1984. Bivalves, *In* P.W. Hochachka (ed.). *The Mollusca* vol. 7. Academic Press, New-York : 351-418.

MATTHEWS A., 1910. Notes on the developement of *Mytilus edulis* and *Alcyonicum digitatum* in the Plymouth laboratory. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 9 : 557-560.

MATHIEU M., BERGERON J.P.,et ALAYSE DANET A.M., 1982. L'asparate transcarbamylase, indice d'activité gametogenétique chez la moule *Mytilus edulis* L.. *Int. J. Invest. Repro.*, 5 : 337-343.

ROMARE P., HAKANSSON M. et ROSENBERG R., 1982. Settlement and subsequent dispersion of the blue mussel *Mytilus edulis* L. on the Swedish west coast. Meddleland Hawsfiskelaboratoriet, Lysekil 285 : 16 p.

SASTRY A.N., 1968. Relationships among food, temperature and gonad development of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. *Physiol. Zool.* 41 : 44-53.

SASTRY A.N., 1979. *Pelecypoda* (excluding ostreidae). *In* A.C. Giese and J.S. Perase (ed.). Reproduction of marine invertebrates. Vol. V Molluscs : Pelecypods and lesser classes. Academic Press, New-York : 113-292.

SEED R., 1969. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. I. Breeding and settlement. *Oecologia*, 3 : 277-316.

SEED R., 1976. Ecology, *In* Marine mussels : their ecology and physiology, B.L. Bayne (ed.). IBP 10 Cambridge University Press, Cambridge : 13-65.

SOKAL R.R. et ROHLF F.J., 1973. Introduction to Biostatistics. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 368 p.

SUTTERLIN A.D., AQGETT D., COUTURIER C., SCAPLEN R. et IDLER D., 1981. Mussel culture in Newfoundland waters. *Mar. Sci. Res. Lab.*, Tech. Report n° 23 : 82 p.

VERWEY J., 1952. The ecology of the distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea. Their role in the sedimentation and the source of their food supply with a short review of the feeding behaviour in bivalve molluscs. *Arch. Neerl. Zool.*, 10 : 171-239.

HALIOTIS, 16 (1987) : 327 - 351

CRISE DE LA PRODUCTION DE COQUES (CERASTODERMA EDULE) EN BAIE DE SOMME : ANALYSE DE LA REPRODUCTION ET RELATIONS AVEC L'ENVIRONNEMENT

par

DESPREZ M. 1, DUCROTOY J.P. 1 et 2, ELKAIM B. 2, LAFITE R. 3, LEMOINE M. 4, SUEUR F. 1

1 : Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux, antenne IFREMER, 115 Quai Jeanne d'Arc, 80230 Saint-Valery-sur-Somme
2 : Laboratoire d'Hydrobiologie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris
3 : G.E.M.E.L, Laboratoire de Géologie, B.P 67, 76130 Mont-St-Aignan
4 : Centre IFREMER,150 Quai Gambetta, B.P 699, 63221 Boulogne-sur-Mer

ABSTRACT : DECLINE IN COCKLE (CERASTODERMA EDULE) LANDINGS FROM THE BAIE DE SOMME (FRANCE) : STUDY OF GROWTH-RATE, SEX AND SPAWNING IN RELATION TO SOME ENVIRONMENTAL FACTORS

The recent decline in cockle (Cerastoderma edule) landings from the Baie de Somme (France) required the transplantation of seed cockles from the Vilaine estuary in december 1984. In 1985-86, the research program has included a monthly population survey and three main samplings of the cockle (as a target-species), of the associated in-fauna and of sediment. The study of the reproductive cycle as well as the shell-increment measurement showed that spawning occured nearly all the year round, except in the worst of winter-time, although a parasit trematod infested the reproductive organ. The population structure analysis pointed out that the first winter cockles survival was bad and explained the very poor stock restauration. Thanks to the intertidal bio-sedimentary project and a study of predation by birds, several disturbances have emerged.

RESUME :

Le récent effondrement du stock des coques (Cerastoderma edule) en Baie de Somme, a justifié un réensemencement en naissain de ce bivalve en décembre 1984. Depuis cette date, l'évolution spatio-temporelle des populations de mollusque a été étudiée régulièrement et trois importantes campagnes de prélèvements de cette espèce-cible, de la faune associée et du sédiment se sont déroulées en 1985-86. Le suivi du cycle biologique et de la biométrie met en évidence une reproduction quasi continue, excepté pendant les semaines les plus froides, bien que la glande sexuelle soit affectée par un trématode parasite. Le suivi de la structure démographique montre que la survie des jeunes s'avère problématique en ne permettant pas la reconstitution du stock. Le suivi bio-sédimentologique de la zone intertidale et l'évaluation de la prédation avienne mettent en évidence plusieurs types de perturbations qui agissent en synergie.

Key words : Reproduction, demography, population dynamics, estuary, Cerastoderma edule, environment.

Mots clés : Reproduction, démographie, dynamique de populations, estuaire, Cerastoderma edule, environnement.

INTRODUCTION

Alors que de nombreux travaux portant sur la dynamique des populations de coques (Cerastoderma edule) et son incidence sur la pêche du bivalve, s'appuient sur des mesures effectuées sur des stations fixes (HANCOCK & URQUHART,1965; FRANKLIN,1972), peu d'auteurs ont envisagé de suivre l'évolution spatiale des gisements en relation avec la démographie du mollusque (FERREIRA,1979; FRANCKLIN & PICKETT 1979). C'est ce qui a été tenté en Baie de Somme depuis mai 1985 dans le cadre du IXème plan quinquennal (Convention IFREMER - Région de Picardie) pour mieux connaitre la biologie de l'espèce sur les côtes françaises de la Manche à la suite des travaux de LAMBERT, 1944 et GIMAZANE, 1969 et de dresser un bilan de cet important stock exploitable; ce dernier problème présente un intérêt évident en raison de la crise de la pêche à pied de ce bivalve en Baie de Somme.
En complément de l'étude démographique, ont été menées des recherches sur la gamétogénèse de l'animal, l'évolution bio-sédimentaire des fonds intertidaux et la prédation du bivalve par les populations aviennes. Si l'on sait que les conséquences socio-économiques de la crise ont aussi été abordées (DESCHAMPS, 1986), il apparaît que le programme revêt un véritable aspect multi-disciplinaire dont seules les données biologiques sont présentées ici.
Parallèlement, l'exploitation des données acquises depuis 1981 dans le cadre du programme européen COST 647 (DUCROTOY & DESPREZ, 1986; DESPREZ & col., 1986) a contribué à mieux cerner les phénomènes écologiques (KRISTENSEN, 1956) responsables de l'effondrement de la ressource en coques qui s'était traduit en 1984 par une crise de la pêche à pied de ce bivalve.

MATERIEL ET METHODES

La zone intertidale de la Baie de Somme qui couvre 70 km^2 est largement présentée dans l'étude bio-sédimentologique réalisée récemment par DUCROTOY (1984). On ne s'attachera ici qu'à décrire les méthodes spécifiques intervenant dans l'évolution de la dynamique de la coque (Cerastoderma edule). En ce qui concerne la faune associée, elle a fait l'objet d'un échantillonnage semi-quantitatif à l'occasion des campagnes d'évaluation des stocks de coques présentées ci-dessous et d'un suivi semestriel quantitatif dans le cadre du COST 647 (DESPREZ & col., 1986). Seule la synthèse de ces résultats sera exposée dans cette publication.

1. PLAN D'ECHANTILLONNAGE DE LA COQUE (Cerastoderma edule)

Très rapidement, la méthode de prélèvement au hasard stratifié a été écartée en raison de la grande mobilité des faciès biosédimentaires de l'estuaire de la Somme. L'application de cette méthode aurait demandé, d'abord, de cartographier (avant chaque campagne de prélèvements) les grands ensembles sédimentaires et faunistiques, puis d'y adapter le plan d'échantillonnage de Cerastoderma edule. Coques, sédiments et benthos associé ont donc été échantillonnés simultanément selon une grille d'échantillonnage dont la maille a été déterminée en fonction du niveau de précision souhaité pour l'évaluation du stock mais aussi en fonction des moyens matériels et humains disponibles pour parcourir une telle surface.
La première approche, réalisée en juin 1985 (fig.1a), dans le seul secteur nord de la baie, selon des radiales nord-sud pour des raisons de facilité de repérage à la boussole, a montré que le maillage retenu (radiales espacées de 500m, stations de 330m) était trop lâche pour permettre une évaluation précise du stock de coques.
En septembre 1985 (fig.1b), a été essayé un système respectant le gradient altimétrique et présentant un maillage plus serré (radiales tous les 400 ou 500m, stations espacées de 100m), qui a donné en partie satisfaction; en avril 1986 (fig.1c), des radiales intermédiaires ont été créées et le même système adopté pour le nord et le sud de la baie.
A chaque station, le substrat est prélevé sur 5cm de profondeur sur une surface délimitée par un cadre de 1/4 m^2 puis tamisé à 2,5mm (maille carrée). On répète l'opération jusqu'à ce que 100 coques aient été recueillies dans la limite d'un échantillon de 1 m^2.
En dehors des campagnes réalisées au printemps et en automne, plusieurs stations-pilotes ont été suivies selon la même méthode de prélèvements. Repérées lors des campagnes principales, les stations-pilotes correspondent aux meilleurs effectifs trouvés. Au cours de ce suivi , il a plusieurs fois fallu changer de station à cause de défaillances observées en certains points en raison du déplacement des bancs, consécutif ou non à une modification des conditions de milieu.

2.BIOMETRIE

Au laboratoire, les animaux sont mesurés au pied à coulisse au 1/10 mm près selon l'axe antéro-postérieur de la coquille et répartis en classes de 1mm. La lecture des stries d'arrêt hivernal de croissance s'est révélée délicate à interpréter malgré les condi-



Fig.1 - Approche graphique de la répartition spatiale des coques (Cerastoderma edule) dans l'estuaire de la Somme en fonction des densités calculées à la suite des campagnes de prélèvements de juin 1985 (a), septembre 1985 (b) et avril 1986 (c); • = stations de prélèvement.

tions climatiques rudes de l'hiver 1985-86, notamment en raison de la jeunesse des individus récoltés.

3. HISTOLOGIE

Chaque mois, 20 à 30 bivalves correspondant aux modes des histogrammes de fréquences de tailles sont fixés dans le Bouin ordinaire. Pour déterminer l'état de maturation des individus, après déshydratation à l'alcool éthylique absolu puis inclusion dans la parafine, des coupes (8 micromètres) ont été pratiquées puis colorées par l'hématoxyline-picro-indigo-carmin selon la méthode histologique classique décrite par MARTOJA & MARTOJA-PIERSON (1967). L'échelle de maturité de la glande génitale que nous avons retenue est celle adaptée de l'échelle pratique de LUCAS (1965) par GALLOIS (1973) et DEWARUMEZ (1979), qui distinguent 4 stades de maturation des gonades :

stade A : sexe très délicat à définir (débris cellulaires, pas de gamètes), stade de repos pour les adultes et de mise en place des tissus sexuels pour les jeunes;

stade B : peu d'éléments mûrs, début de maturation;

stade C1 : produits génitaux abondants, spermatozoïdes immobiles ou très peu mobiles, ovules encore pédonculés pour la plupart;

stade C2 : ponte possible, spermatozoïdes très mobiles, ovules envahissant les follicules après rupture des pédoncules.

4. SEDIMENTOLOGIE

Le sédiment prélevé sur 10cm de profondeur à l'aide d'un carottier cylindrique, subit une séparation de la fraction fine (inférieure à 50 micromètres) en phase humide. L'étude granulométrique de la fraction sableuse est réalisée sur colonne de tamis AFNOR. Le pourcentage pondéral de matières organiques totales est déterminé après attaque à chaud de 10g de sédiment par H_2O_2 (eau oxygénée) diluée. Le pourcentage pondéral de carbonates est déterminé soit par attaque à chaud par HCl (acide chlorhydrique) dilué, sur la fraction grossière, soit par calcimétrie Bernard sur la fraction fine. La méthodologie d'analyse utilisée au cours de cette étude (voir LAFITE, 1986), est identique à celle des premiers travaux réalisés en Baie de Somme en 1978 (DUPONT, 1981).

5. PREDATION (ORNITHOLOGIE)

Les espèces d'oiseaux prédateurs de Cerastoderma edule sont relativement nombreuses en Baie de Somme puisque 26 sont concernées (ISAKOV & VOROBIEV, 1940; MADSEN, 1954 et 1957; SMIT & WOLFF, 1981; SPAANS, 1971 et VAUK-HENTZELT & SCHUMANN, 1980). Cependant, la plu-

part ne sont que des consommatrices occasionnelles et il ne faut retenir principalement que les deux suivantes : l'huîtrier-pie (Haematopus ostralegus, TRIPLET, 1984) et le goéland cendré (Larus canus, SUEUR, 1984).

L'étude de la prédation a été réalisée selon deux approches complémentaires, permettant de quantifier son impact :

- par observation directe des prédateurs, comptage, estimation du nombre de proies prélevées;
- par collecte et analyse de pelotes de régurgitation et autres restes alimentaires.

RESULTATS

A. ANALYSE DE LA REPRODUCTION ET DE LA CINETIQUE DEMOGRAPHIQUE

1. Etude histologique de la reproduction et du parasitisme

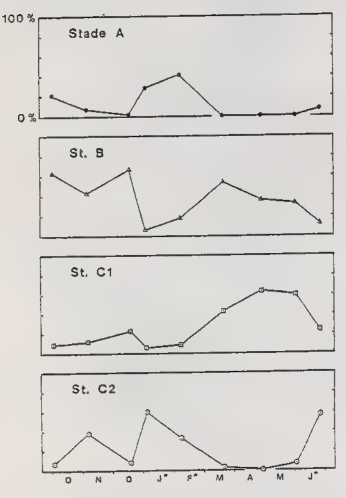


Fig.2 - Cycle de maturité de Cerastoderma edule en Baie de Somme d'octobre 1985 à juin 1986, exprimée en pourcentage d'individus des quatre stades de maturation définis dans le texte; * = mois où moins de 30 individus ont été examinés.

Le cycle saisonnier de maturation des gonades, établi pour la période d'octobre 1985 à juin 1986 (fig.2), met en évidence 3 périodes de ponte :

- une ponte estivale (juin-juillet) intéressant la majorité des individus;

- une ponte automnale (novembre) de plus faible importance (seulement 22% d'individus femelles mûrs);
- une ponte d'hiver (début janvier) irrégulière d'une année sur l'autre.
Ce cycle saisonnier met en évidence la brièveté de la période de repos hivernal (fin janvier et surtout février 1986) et corrélativement le pourcentage souvent élevé d'individus en début de maturation (stade B), ce qui témoigne d'une activité reproductrice quasi-continue des coques de la Baie de Somme, pour la période étudiée.
Le sex-ratio est déséquilibré au profit des individus femelles et ce déséquilibre s'accroît avec la taille des coques observées (tableau 1). En effet, les femelles représentent en moyenne 55% de la population de taille inférieure à 25mm et 70% de celle-ci si l'on considère les individus de taille supérieure à 25mm (GESQUIERE, 1986).
Un parasite, le trématode Labratrema minimus STOSSICH, affecte les coques lorsqu'elles atteignent une taille de 25mm, dans une proportion de 5% de la population mais touche 15% des animaux de taille supérieure à 30mm. Ce sont alors principalement les individus femelles qui paraissent infestés par le parasite (GESQUIERE, 1986).

Tableau 1 : Sex-ratio de Cerastoderma edule par taille et par mois en Baie de Somme(d'après GESQUIERE, 1986). F : femelle, M : mâle, FP : femelle parasitée, MP : mâle parasité.

MOIS	TAILLE en mm	F+FP	M+MP
		effectif et pourcentage	
OCT.85	<25	17 (60,8%)	11 (39,2%)
	>25	29 (61,8%)	18 (38,2%)
NOV.85	<27	15 (55,6%)	12 (44,4%)
	>27	21 (67,8%)	10 (32,2%)
DEC.85	<25	9 (45%)	11 (55%)
	>25	21 (65,7%)	11 (34,3%)
MAR.86	<25	19 (57,6%)	14 (42,4%)
	>25	54 (74,0%)	19 (26%)
AVR.86	<30	174 (55,6%)	139 (44,4%)
	>30	32 (76,2%)	10 (23,8%)

2. Evolution récente des stocks de coques

Cerastoderma edule colonise une vingtaine de km^2 en Baie de Somme. L'espèce se répartit sur les zones périphériques de l'estuaire au nord et au sud du chenal principal de la Somme et se trouve donc absente du fond de la baie, de son centre et du delta.
L'observation de la figure 2 montre, pour les sous-populations nord et sud, une extension spatiale à la suite du recrutement estival 1985. Cette augmentation de l'emprise spatiale se retrouve au printemps 1986 où on observe, par rapport à la situation de juin 1985, un élargissement des zones occupées vers le haut et le bas d'estran.
En juin 1985 (fig.1a), le gisement qui est constitué uniquement d'individus âgés d'au moins un an (recrutements de 1984 et antérieurs) (DUCROTOY & DESPREZ, 1986), présente des densités qui ne dépassent pas 120 individus au m^2, la majorité du stock correspondant à des densités inférieures à 65 individus au m^2.
En septembre 1985 (fig.1b) la présence des jeunes recrues apparues en juillet explique les fortes densités qui atteignent ponctuellement, en plusieurs stations, 1000 individus au m^2. Deux ensembles se distinguent dans le secteur nord par leurs densités comprises entre 250 et 750 individus au m^2. De telles densités sont également bien représentées au sud, mais le type de prospection utilisé empêche toute estimation de surfaces.
En avril 1986 (fig.1c), on assiste à un véritable éclatement des gisements du secteur nord; la tache centrale de forte densité disparaît et ne subsistent que deux zones de concentrations en haut et en bas d'estran. Au sud, on retrouve la zone favorable pressentie en septembre, avec des densités légèrement plus fortes qu'au nord, mais sur des surfaces plus restreintes.
Pour la période étudiée, il existe un net recouvrement des surfaces occupées par les gisements d'une campagne à l'autre.

3. Cinetique des populations : Recrutement estival 1985

Dans le secteur nord, l'évolution démographique de Cerastoderma edule (fig.3) a été suivie à partir des stations-pilotes. En juillet 1985 on retrouve l'extrême pauvreté en animaux âgés d'au moins une année, mise en évidence précédemment par la cartographie de juin. Par contre, le recrutement, loin d'être exceptionnel (densité maximale observée de 2130 individus au m^2), est le meilleur enregistré depuis 1981 (DUCROTOY & DESPREZ, 1986). Cette cohorte estivale, provenant d'une ponte effectuée en juin, ne se maintient pas au-delà du premier hiver (mars 1986).

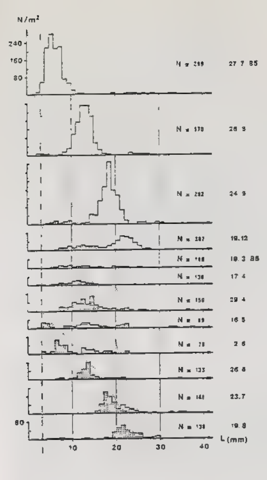
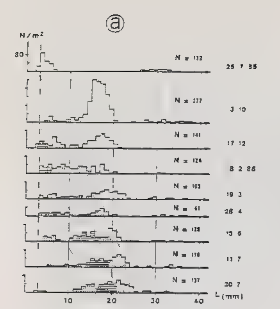


Fig. 3 - Fréquence des classes de taille (mesure de l'axe antéro-postérieur du test en mm) de Cerastoderma edule dans le secteur nord de la Baie de Somme (radiales VI et VII). Les pointillés et les hachures symbolisent les différentes cohortes, le trait-point rappelle la dimension de la maille carrée du tamis : 2,5mm, N = densité au m², L = longueur en mm.

Comme cela avait déjà été remarqué dans l'estuaire picard, il existe en 1985 de faibles recrutements à la fin de la période estivale (septembre) qui disparaissent rapidement au sortir de l'hiver.
En mars et avril 1986, sont échantillonnées de jeunes recrues qui se sont fixées dans le sédiment pour partie dès décembre 1985 (ponte accessoire de novembre) et pour l'autre fin janvier 1986 (ponte de début janvier)). De ces cohortes, ne subsistent, au cours de l'été 1986, que de rares adultes de taille supérieure à 25mm.
On observe en mai un bon recrutement de printemps qui assurera presque seul le renouvellement de la population exploitable au seuil de l'hiver 1986-87. Paradoxalement, la ponte qui est à l'origine de ce recrutement n'a pas été mise en évidence par le suivi histologique. Nous reviendrons sur ce problème ultérieurement.
Enfin, apparaissent en août les premiers individus du recrutement estival 1986 (nouveau cycle de l'année). La densité observée est faible bien qu'on se situe, en théorie, en pleine période de recrutement principal.

Dans le secteur sud, on observe le même déroulement que dans le nord avec au moins 4 cohortes (fig.4a). Cependant, deux différences importantes apparaissent :
- on peut suivre les cohortes jusqu'à l'été suivant, notamment le



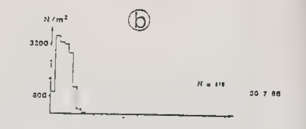


Fig. 4 - Evolution temporelle des classes de taille de Cerastoderma edule dans le secteur sud de l'estuaire de la Somme. Symboles comme figure 2. (a) = station XVI'400, (b) = station XVI'350 (voir texte)

recrutement accessoire d'automne;
- le recrutement de printemps s'avère plus faible qu'au nord où il était majoritaire dès le mois de juin.
Le recrutement estival 1986 est aussi très faiblement représenté mais cette situation illustre la difficulté d'échantillonner une population en situation précaire; en effet, des prélèvements supplémentaires, effectués immédiatement en aval de la station-pilote, ont permis d'observer fin juillet une fixation ponctuelle de jeunes re-

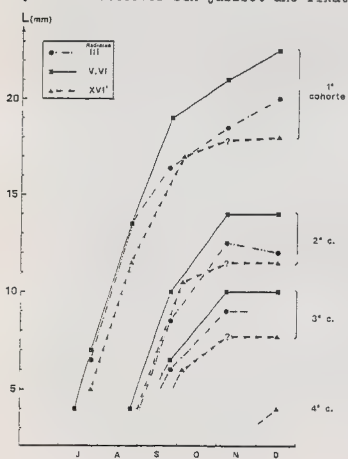


Fig. 5 - Croissance des coques (Cerastoderma edule) de la classe d'âge G0 dans l'estuaire de la Somme au cours du deuxième semestre 1985. Mise en évidence des différentes cohortes et de la croissance diferentielle selon le secteur concerné de l'estuaire. L = longueur de l'axe antéro-postérieur du test en mm, en abscisses = temps en mois, ? = absence de prélèvement.

crues (fig.4b) en effectifs relativement importants (15000 individus au m^2 à la station XVI'350).

Si l'on compare la croissance des jeunes recrues de l'été 1985 en différents secteurs de la baie (fig.5), il apparaît que celle-ci est meilleure sur les radiales situées au centre du gisement nord (radiales V et VI) par rapport à celles de la périphérie (radiale III au nord, située dans une zone plus exposée sur le plan hydrodynamique et radiale XVI' au sud, dont le niveau bathymétrique est plus élevé). Quel que soit le secteur considéré, on remarque que la vitesse de croissance est maximale de juillet à septembre, légèrement inférieure de septembre à novembre puis minimale jusqu'en décembre.

On peut suivre l'évolution des densités globales (fig.6) des secteurs nord et sud et vérifier l'importance de l'apport provenant de la ponte de juin au nord (station VI 1000) comme au sud (station XVI' 400). On observe un retard d'implantation des jeunes recrues au sud par rapport au nord. Dès l'automne, malgré les recrutements accessoires, on note un déclin linéaire des effectifs qui aboutit à un éffondrement de la population au printemps suivant. L'impact des recrutements d'hiver et d'automne sur le stock s'avère insignifiant. L'évolution des densités indiquées, pour la station VII 1500, montre le caractère imprévisible de l'installation du naissain et des zones favorables à son installation.

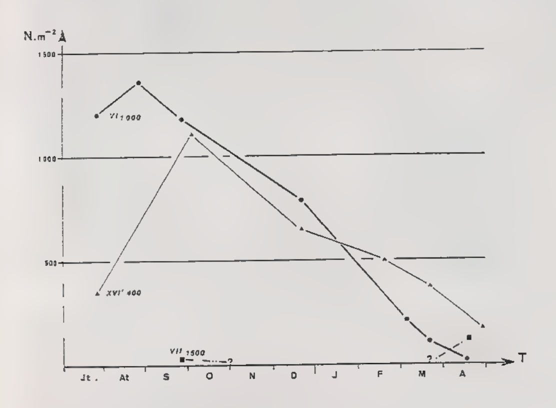


Fig. 6. - Evolution des densités maximales (N.m-2) de coques (Cerastoderma edule) en Baie de somme de juillet 1985 à avril 1986. Secteur nord = stations VI 1000 et VII 1500, secteur sud = station XVI 400.

1. Evolution bio-sédimentaire depuis 1978

Sédimentologie

La Baie de Somme est caractérisée par un apport très important de sables lithoclastiques marins qui ont édifié un delta externe. Cet apport s'inscrit dans le gradient d'affinement des sédiments en Manche orientale (fig.7a).

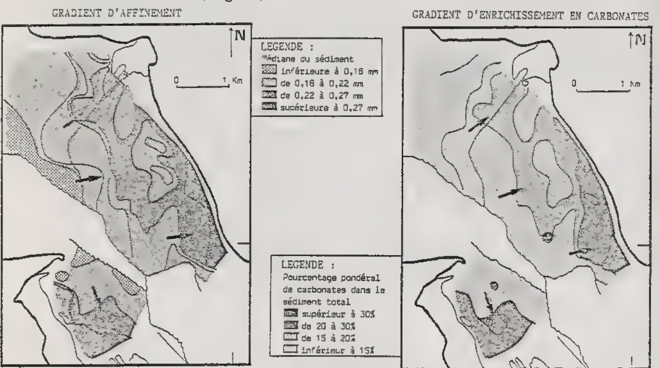


Fig. 7. - Caractéristiques sédimentaires de la Baie de Somme, avril 1986. a = gradient d'affinement, b = gradient d'enrichissement en carbonates.

Dans la baie, la fraction grossière est lithoclastique (moins de 30% de carbonates) , alors que la fraction pélitique (particules inférieures à 50 micromètres) est caractérisée par un fort enrichissement en carbonates (40 à 60%). ceci est souligné par la juxtaposition des gradients d'affinement et d'enrichissement en carbonates (fig.7b).

Deux tendances évolutives ont pu être mises en évidence, confirmant les observations antérieures (DUPONT, 1981) :

- Un envasement des zones internes entre 1978 et 1986 (fig.8) qui s'accompagne d'une progression manifeste des phanérogames maritimes

Le secteur sud, en constante évolution, joue le rôle d'un véritable bassin de décantation depuis l'établissement d'une digue submersible en 1969 (DUPONT, 1981; DUCROTOY et col., 1985).

Dans le secteur nord, devant la commune du Crotoy, il faut noter un envasement plus récent, à dominante carbonatée, ayant pour origine (au moins pour partie) un apport marin provenant du démantèlement des falaises crayeuses du Pays de Caux (DUPONT & LAFITE, 1985).

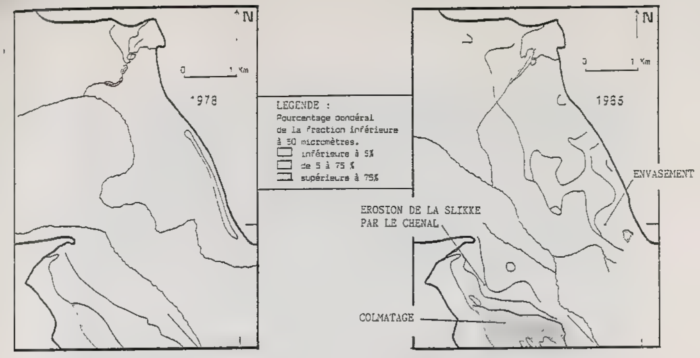


Fig. 8. – Phénomènes de colmatage et d'envasement en Baie de somme de 1978 à 1986.

- Une apparition de bancs sableux dans le secteur nord (fig.9), qui recouvrent des faciès pré-existants; composés essentiellement de sablons propres bien classés, ils ont une grande mobilité qui peut avoir un impact catastrophique sur le benthos; la formation de ces bancs est une combinaison entre l'action éolienne, très vive dans ce secteur ouvert aux vents dominants d'ouest, et l'action marine (houle et marée).

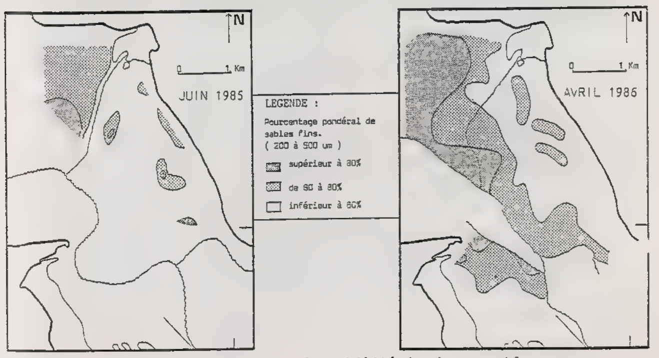


Fig. 9. – Mise en évidence de la mobilité des bancs sableux sur l'estran en Baie de Somme de juin 1985 à avril 1986.

Evolution des faciès bio-sédimentaires de 1978 à 1986

L'évolution bio-sédimentaire a conditionné la répartition de Cerastoderma edule qui disparaît pratiquement des bas niveaux ensablés en même temps que s'y raréfient Arenicola marina et Pygospio elegans. La coque ne subsiste que plus haut sur l'estran., accompagnée d'espèces estuariennes typiques comme Hydrobia ulvae et Nereis diversicolor mais où peuvent apparaître les phanérogames maritimes (Spartina sp et Salicornia sp) qui témoignent de l'élévation du niveau altimétrique. Cependant, Cerastoderma edule reste absente des banquettes à Pygospio elegans situées en haut d'estran ainsi que des sédiments vaseux.

2. Impact de l'avifaune sur les populations de coques

Cerastoderma edule occupe une place variable selon les mois, dans le régime alimentaire (fraction bivalve uniquement) de l'huîtrier-pie mais demeure généralement importante (tableau 2). On remarque que suite à la forte diminution des stocks de coques dans l'estuaire de la Somme, l'importance de cette espèce dans le régime de l'oiseau a nettement diminué au cours des cinq mois pour lesquels des données antérieures et postérieures à la crise sont disponibles, le limicole consommant désormais davantage de Macoma balthica et probablement aussi de Nereis diversicolor entre autres proies.

Tableau 2 : Pourcentage de coques (Cerastoderma edule) dans la fraction bivalve du régime alimentaire de l'huîtrier-pie (Haematopus ostralegus) en Baie de Somme

	1982	1985-86
JUILLET	90,8%	28,3%
AOUT	77,3%	60,1%
OCTOBRE	83,3 à 97,9%	20,9%
NOVEMBRE	93,5%	74,2%
DECEMBRE	90,7 à 98,8%	86,5%

Le goéland cendré consomme les coques de la Baie de Somme après se les être procurées selon quatre modalités (TRIPLET, 1984) :

- collecte des coques de grande taille (longueur du test supérieure à 28mm), dégagées du substrat par Pygospio elegans, le froid ou la marée;
- récupération des coques de première année laissées sur l'estran par les pêcheurs à pied après le ramassage des individus exploitables;

- recherche de spécimens de première année en sondant le substrat; dans ce cas, comme dans le précédent, les coques sont avalées entières et pour certaines d'entre elles, broyées dans le gésier; les parties non assimilables sont rejetées sous forme de pelotes de régurgitation;
- kleptoparasitisme sur l'huîtrier-pie (observée d'octobre à mars) consistant en un vol de la proie au sol.
Il faut remarquer que seul le troisième type de collecte de coques constitue une prédation directe sur ce bivalve (TRIPLET, 1984; COMMECY et TRIPLET, 1984). La fréquence de rencontre du bivalve dans les pelotes du goéland, qui atteignait 100% en octobre 1982 (30 pelotes examinées), dépasse toujours 96% en septembre et décembre 1985 (respectivement 76 et 178 pelotes).

DISCUSSION

Les fluctuations numériques des populations benthiques intertidales ont été décrites dans des estuaires aux caractéristiques climatiques bien tranchées. ELKAIM (1976) a mis en évidence le rôle des facteurs écologiques dans la stabilité des peuplements de l'estuaire du Bou Regreg (Maroc), alors que BEUKEMA (1981), MADSEN (1984) et DORJES et col (1986) ont montré en Mer de Wadden, que leur variabilité rend le recrutement aléatoire en raison des diverses phases critiques que représentent la phase larvaire planctonique et le développement post-larvaire et juvénile. Habituellement dominant dans les écosystèmes estuariens, Cerastoderma edule atteint des biomasses très élevées sur des espaces souvent conséquents (BEUKEMA, 1979; DUCROTOY, 1984); toutefois, cette espèce peut disparaître brutalement d'un site (FRANKLIN, 1972; EVANS, 1977) ou voir ses densités s'affaiblir progressivement comme cela s'est produit dans la Baie de Dublin au début du siècle, sans que le potentiel de production ne se soit jamais rétabli pour permettre une nouvelle exploitation (WEST et col, 1979).
DUCROTOY et DESPREZ (1986) ont récemment décrit la chute assez brutale des populations de la Baie de Somme depuis 1981 et ont interprété l'effondrement du stock de ce bivalve par une défaillance du recrutement. En 1972, FRANKLIN avait décrit cette même

cause du renouvellement déficitaire des populations de coques pour certains gisements de Grande-Bretagne : Morecambe Bay et Wash.

Le cycle biologique de Cerastoderma edule en Baie de Somme au cours de la période 1985-86 se différencie, par certains aspects, des cycles décrits dans d'autres sites européens.

De la Norvège à la Cornouaille anglaise, on note classiquement une phase nette de maturation printanière des gonades, suivie d'une seule phase de ponte qui démarre en mai-juin. En Baie des Veys (Calvados, France), il se produit, en outre, une ponte accessoire d'été (GIMAZANE, 1969). En Baie de Somme, durant l'année 1983 (DESPREZ et col., 1987), le même type de cycle a été observé avec cependant un prolongement de la ponte principale jusqu'en juillet-août et une ponte secondaire en décembre. Cependant, dans cette baie, les données 1985-86 portant sur la gamétogénèse, montrent que le cycle est perturbé puisque plusieurs phases de ponte se succèdent dans l'année. En effet, à partir de l'étude du recrutement et une partie du cycle sexuel, un déroulement original apparaît. On peut le schématiser comme suit :

- une ponte principale en début d'été (juin) associée à une ponte accessoire diffuse (juillet-août),
- une ponte accessoire automnale (novembre),
- une ponte irrégulière d'importance variable, se produisant au début de l'hiver (début janvier).

Ces diverses pontes correspondent à des recrutements qui sont identifiés dans le sédiment le mois suivant; ceci est en accord avec les travaux de BAGGERMAN (1954) qui indique une phase planctonique de quatre semaines, suivie d'un recrutement effectif immédiat. Un problème se pose et concerne le recrutement du mois de mai qui n'apparaît pas être, tout au moins à partir de l'étude du cycle histologique, relié à une ponte effectuée dans le mois précédent. Trois explications peuvent être alors envisagées :

- le recrutement de mai résulterait de la fixation du "spat" allochtone, en accord avec les résultats de BAGGERMAN (1954),

- les stocks de larves, nées fin janvier, auraient connu, pour partie, un allongement de leur phase meiobenthique, consécutive au froid rigoureux de février 1986, phénomène mis en évidence au Danemark par MUUS (1973), chez plusieurs espèces de bivalves,
- le cycle biologique comporterait une phase de ponte printanière en avril, non observée.

Ce schéma d'une activité sexuelle plus ou moins continue se rapproche de ce qu'a décrit LUBET (1981) pour des populations situées à la limite méridionale de leur aire de répartition. Cet allongement de la période de reproduction, normale dans le cas des peuplements méridionaux, pourrait être envisagé ici comme un ajustement des stratégies de reproduction des populations de coques de la Baie de Somme, avec un environnement perturbé; les émissions fractionnées des gamètes et l'allongement de la gamétogénèse pouvant favoriser un"étalement des risques". D'autres observations sur ce cycle biologique montrent un décalage dans le temps de la maturité, en liaison avec la bathymétrie. Ainsi, dans un site légèrement plus septentrional (Essex, Grande-Bretagne), BOYDEN (1971) signale que la période de maturité des individus femelles, s'étale de mai à novembre. Il observe, en outre, que cette maturité est encore retardée avec l'augmentation du niveau altimétrique; or, les gisements de la Baie de Somme se trouvent au-dessus du niveau reconnu habituellement comme optimal (KRISTENSEN, 1957), puisque situé juste en-dessous du niveau moyen des hautes mers de morte-eau. Ceci pourrait contribuer à expliquer la date tardive de la ponte principale (deuxième quinzaine de juin).

Enfin, le recrutement 1986 s'est révélé équivalent à celui de 1985, ce qui traduit bien la similitude des conditions climatiques (froid intense) et démographiques (rareté du G_1 et des adultes), en accord avec les observations de HANCOCK (1973).

La première maturité apparaît, dans la Somme, chez des individus d'au moins 13mm, légèrement supérieure à celle décrite par HANCOCK & FRANKLIN (1972) ou KRISTENSEN (1957) qui ont établi le lien entre la taille de l'animal et sa maturation, indépendamment de son âge. Alors que cette maturation n'est effective qu'au cours de la deuxième année en Irlande du Nord (SEED & BROWN, 1977), exceptionnellement au cours de la première année en Grande-Bretagne (HANCOCK & FRANKLIN 1972), elle apparaît chez des individus âgés de quelques mois en Baie de Somme (espèce semi-annuelle itéropare).

Comme l'avaient montré DUCROTOY & DESPREZ (1986), la croissance atteint une vitesse exceptionnelle dans la Somme, identique à celle mesurée par ORTON (1926) à Plymouth, notamment pour les individus du groupe G_0 qui parviennent, au cours de leur premier hiver, à la taille modale de 22mm, les rendant exploitables à 15-16 mois (taille marchande de 30mm).

La mortalité importante qui a affecté le G_0 en 1985, conduisant à la disparition des cohortes estivales dès le premier hiver, est originale si on se réfère aux travaux de HANCOCQ & URQUHART (1965) qui ont mis en évidence une mortalité naturelle de l'ordre de 70% à l'issue des douze premiers mois. Or, pour FRANKLIN & PICKETT (1979), travaillant en Angleterre et au Pays de Galles, la survie de la coque est très variable et les jeunes recrues meurent communément avant le deuxième été, quand les conditions de croissance ne sont pas convenables. Nous venons de voir que chez les populations de la Baie de Somme, la croissance est normale sinon exceptionnelle; aussi peut-on penser que la qualité nutritionnelle du milieu, au moins en tant que facteur lié à la croissance, n'est pas en cause dans cette mortalité importante.

Il serait néanmoins intéressant de disposer de données sur le phytoplancton de l'estuaire, BEUKEMA & DESPREZ (1986) ont montré, en effet, l'importance des "blooms" dans la croissance de Macoma balthica. D'un point de vue qualitatif, les espèces végétales présentes dans l'eau peuvent revêtir une certaine importance, sachant que Cerastoderma edule possède de mauvaises capacités de filtration (KIORBO & MOHLENBERG, 1981) et supporterait donc mal un changement qualitatif du phytoplancton; ceci pourrait alors entrainer une régression des populations.

Quelles sont les causes de cette mortalité? De nombreux auteurs considèrent que l'apport d'eau douce dans l'estuaire joue un rôle essentiel et impose un rythme annuel au système (CLOERN & NICHOLS, 1985).

DUPONT & LAFITE (1984), ont effectivement montré qu'en Baie de Somme les conditions physico-chimiques (salinité notamment) varient cycliquement à proximité des chenaux,en fonction des phases de crue et d'étiage de la rivière; toutefois, pour les terrains situés à distance, les variations s'estompent largement et ne descendent jamais au-dessous du seuil de 10 pour mille fixé par SEED & BROWN (1977) comme valeur incompatible avec la survie des coques. Par contre, le régime hydrique du bassin versant de la Somme, conditionne les apports en nutrients inorganiques dissous (nitrates et phosphates) et en polluants chimiques (métaux lourds, hydrocarbures) (voir WILSON et col., 1987). La présence de ces substances chimiques exerce une influence sur la physiologie de nombreuses espèces benthiques estuariennes sans que cela ait encore pu être montré pour Cerastoderma edule dans l'estuaire de la Somme.
Les tempêtes d'hiver peuvent réduire de façon drastique les effectifs de jeunes recrues (SEED & BROWN, 1977). SYLVAND (1986) a mis en évidence le rôle primordial joué par les tempêtes de nord-est en Baie des Veys, dans les fluctuations numériques des populations benthiques. Cependant, au travers du modèle proposé, il apparaît que seules certaines stations exposées à la houle présentent un cycle perturbé, alors que d'autres ne sont pas atteintes par ce même facteur catastrophique. En Baie de Somme, c'est l'ensemble de la population qui subit l'action de la houle. DUPONT (comm. pers.) insiste aussi sur le rôle du vent comme agent de transport de sédiments sableux fins, piégés dans l'estuaire interne par des nappes d'eau superficielles.
L'importance des facteurs granulométriques, liés bien sûr à l'hydrodynamisme local, doit être prise en compte. Les gisements de coques de la Baie de Somme se situaient, avant 1985, dans les sédiments les plus fins (maximum de 25% de pélites) et les plus stables. Les déplacements des bancs de jeunes coques, entre septembre 1985 et avril 1986, sont à associer à la mise en place de bancs de sable très instables,sans fraction nutritive, apportés par le vent ou la mer et réorganisés par la houle. Or, d'après FRANKLIN (1972), même des gisements d'adultes peuvent être détruits en peu de temps, comme dans le Wash, où le substrat peut évoluer en quelques mois d'une vase molle à des sables grossiers.
D'autres causes peuvent agir sur les effectifs de Cerastoderma edule notamment les phénomènes d'eutrophisation ou de dystrophie, effectivement observables dans l'estuaire picard (WILSON et col., 1987). Il serait intéressant, alors, de réaliser le bilan énergétique de

Cerastoderma edule (en conditions optimales et en période de crise) dans la Somme . EVANS (1977) a montré, en effet, les besoins importants de l'espèce pour la respiration. De tels besoins en oxygène pourraient varier et se trouver modifiés lors de l'arrivée d'un excès de matières nutritives.

A cette mortalité liée aux facteurs physico-chimiques de l'environnement, s'ajoute celle dûe aux facteurs biotiques. Alors que pour l'ensemble de la population, la variation du sex-ratio en faveur des femelles (plus de 60%), ne semble pas significative (BOYDEN, 1971 et KINGSTON, 1974), cette valeur pourrait masquer un déséquilibre biologique dû à un parasite. En effet, le taux de parasitisme des bivalves reste proche (15% des individus dont la longueur de la coquille dépasse 30mm) des valeurs données par COLE (1935), HANCOCK & URQUHART (1965) et BOYDEN (1971), qui vont de 2 à 13%; mais le métacercaire que nous avons trouvé chez Cerastoderma edule en Baie de Somme (Labratrema minimus, STOSSICH) décrit par MAILLARD (1976), est rencontré plus fréquemment chez les animaux dont la longueur du test dépasse 30mm. Il semble que les mâles succombent rapidement et en plus grand nombre que les femelles du fait d'une plus grande sensibilité, ce qui expliquerait la proportion croissante de femelles dans les plus grandes tailles.

Les densités remarquablement élevées de Pygospio elegans (jusqu'à 200.000 au m^2 et plus)en Baie de Somme depuis 1981,laissent supposer une influence réciproque entre le bivalve et le polychète. Dans la Baie de Ho (Danemark), SMIDT (1951), lui aussi, a remarqué en 1930, à l'occasion d'un effondrement du stock de coques, une pullulation du polychète dans toutes les vasières, sans toutefois montrer s'il y avait relation de cause à effet.

Si la prédation du goéland cendré (Larus canus) sur Cerastoderma edule est connue (BANNERMAN, 1962), aucun auteur n'a signalé l'importance de ce bivalve dans le régime alimentaire de l'oiseau; sur l'île d'Heligoland (RFA), le genre Cerastoderma ne représente que 6,25% des invertébrés capturés (VAUK-HENTZELT & SCHUMANN, 1980), contre près de 100% en Baie de Somme. Quant à l'huîtrier-pie, prédateur de coques, une modification de son régime alimentaire a été mentionnée par FRANKLIN (1972) après la chute des gisements de Morecambe Bay en 1963, le limicole se rabattant alors sur les moulières voisines, tandis qu'en Picardie ce sont Macoma balthica et Nereis diversicolor qui ont suppléé à ses besoins (TRIPLET, 1984). Malgré les effectifs limités (Larus canus) ou en régression (Haematopus

ostralegus) de ces principaux prédateurs de la coque, ou encore la modification de leur régime alimentaire, il est vraisemblable que leur impact sur un stock amoindri est loin d'être négligeable (CAUDRON et col., 1983), FRANKLIN (1972) attribue même à ces animaux, l'echec de recrutements successifs à Morecambe Bay après 1963.

Si on ne peut parler d'une influence directe des facteurs de l'environnement sur la biologie de l'espèce, il n'en demeure pas moins que l'évolution du système a imposé à _Cerastoderma edule_ une nouvelle stratégie déterminée par une modification de l'équilibre écologique. Cette dernière se traduit par une pénétration d'espèces marines, l'extension des faciès estuariens appauvris et une progression du schorre et du pré-schorre au détriment des faciès estuariens typiques (DESPREZ et col., 1986), propices au développement des gisements naturels de coques.

CONCLUSION

La crise de la pêche à pied estuarienne et notamment celle de la coque _Cerastoderma edule_, telle que l'on stigmatisée les récentes études socio-économiques menées en Baie de Somme (DESCHAMPS, 1986), trouve son origine dans la perturbation du cycle biologique de l'espèce, sous l'action de facteurs du milieu agissant inter-activement. Ces facteurs peuvent se classer en deux catégories :

1.des facteurs dont les variations modifient directement la dynamique du système et que nous qualifierons de primaires :
- la dystrophie qui se traduit par la prolifération d'algues vertes et la présence de Capitellidés;
- des conditions climatiques particulières (chaleurs et froids excessifs);
- le colmatage de l'estuaire accéléré par certains aménagements.

2.des facteurs secondaires, dont l'action néfaste ne se manifeste que conséquemment à celle des précédents, sur des populations déjà affaiblies :
- la pêche sauvage;
- le déséquilibre écologique concernant aussi bien certains prédateurs, aviens en particulier, que des compétiteurs directs (_Macoma balthica_, _Pygospio elegans_);
- la pollution chimique, qui agirait sur la physiologie du bivalve;
- la pathologie de l'espèce.

Les études futures devront s'attacher à rechercher les causes de l'affaiblissement physiologique de la coque. Dans cette optique, des

dosages de polluants chimiques (métaux traces, hydrocarbures, pesticides....) et bactériologiques devront se faire en parallèle dans les tissus de l'animal, la colonne d'eau et les sédiments. Il faut souhaiter que le suivi du milieu puisse se faire dans le cadre du Réseau National d'Observation (R.N.O.).
Enfin, il serait important de dresser le bilan énergétique de la population de coques, qui nous renseignerait sur la santé des gisements de la Baie de Somme. SYLVESTRE et col. (1985) ont montré que l'évolution du rapport de la charge énergétique aux nucléotides totaux, représente un signal de déséquilibre encore plus sensible que la charge énergétique elle-même et il semble capital de pouvoir réaliser ce type de mesure en Picardie, afin de connaître avec certitude l'impact éventuel des pollutions.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Monsieur le Professeur LUBET pour ses critiques constructives quant à l'interprétation des cycles sexuels. Ils tiennent aussi à remercier B.GESQUIERE qui a réalisé une partie des coupes histologiques des gonades de Cerastoderma edule sous la direction du Professeur P.PERSONNE de l'Université de Picardie.
Leur reconnaissance va également vers cette dernière qui a mis à la disposition de l'équipe, ses locaux de la Station d'Etudes en Baie de somme,ainsi qu'aux membres du Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux, sans qui les problèmes techniques n'auraient pu être surmontés.
Ils expriment également leurs remerciements à Madame MAHET (Laboratoire d'Hydrobiologie-Paris) qui s'est chargée de la dactylographie de l'article et a réalisé une partie des coupes histologiques des gonades de Cerastoderma edule.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAGGERMAN, B., 1954. Spatfall and transport of Cardium edule L. Arch. Neerland. Zool., 10 : 315-343.
BANNERMAN, D.A., 1962. The birds of the British Isles; 11) OLIVER & BOYD, Edinburgh.
BEUKEMA, J.J., 1979. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea : effects of severe winter. Neth. J. Sea Res., 13, 2, 203-223.
BEUKEMA, J.J., 1981. Quantitative data on the benthos of the Wadden Sea proper. Invertebrates of the Wadden Sea. Mar. Zool., 4 : 134-142.
BEUKEMA, J.J., DESPREZ, M., 1986. Single and dual annual growing seasons in the tellinid bivalve Macoma balthica (L.). J. Exp. Biol. Ecol., 102 : 35-45.

BOYDEN, C.R., 1971. A comparative study of the reproductive cycles of the cockles Cerastoderma edule and C. glaucum. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 51 : 605-622.

CAUDRON, E., DUCROTOY, J.P., TRIPLET, P., 1983. Avifaune et macrozoobenthos dans l'estuaire de la Somme : I. L'huîtrier-pie Haematopus ostralegus et les populations de coques Cerastoderma edule (Mollusque bivalve). L'oiseau et R.F.O., 53 : 227-240.

CLOERN, J.E., NICHOLS, F.H., 1985. Time scales and mechanisms of estuarine variability : a synthesis from studies of San-Francisco Bay, California, USA. Hydrobiologia, 129, 1 : 229-237.

COLE, H.A., 1935. On some larval trematodes parasites of the mussel (Mytilus edulis) and the cockle (Cardium edule). Parasitology, 27 : 276-280.

COMMECY, X., TRIPLET, P., 1980. Centrale ornithologique du GEPOP, synthèse des observations 1979 dans la Somme. L'Avocette, 4 : 51-114.

DESCHAMPS, D., 1986. Le contexte socio-économique de la crise de la pêche à pied en Baie de Somme de 1980 à 1985.Rapport IFREMER-Université de Picardie, Région de Picardie : 85 p.

DESPREZ, M., DUCROTOY, J.P., LEMOINE, M., 1987. L'exploitation des ressources naturelles de l'estuaire de la Somme : dynamique des populations de coques (Cerastoderma edule L.). Rapport IFREMER-GEMEL, Région de Picardie (sous presse)

DESPREZ, M., DUCROTOY, J.P., SYLVAND, B., 1986. Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. Hydrobiologia, 142 : 249-270

DEWARUMEZ, J.M., 1979. Etude biologique d'Abra alba Wood (Mollusque, Lamellibranche) du littoral de la Mer du Nord.Thèse de 3ème cycle, Université de Lille : 139 p.

DORJES, J., RHODE, B., MICHAELIS, H., 1986. Long-term studies of macrozoobenthos in the intertidal and shallow subtidal near the island of Norderney. Eastfrisian coast. Germany. Hydrobiologia, 142 : 217-232

DUCROTOY, J.P., DESPREZ, M., 1986. Evolution spatio-temporelle de populations estuariennes de bivalves liée à des perturbations naturelles ou artificielles. Haliotis,15 : 283-299

DUCROTOY, J.P., DESPREZ, M., DUPONT, J.P., 1985. Short- and Long-term biosedimentary evolution of two Macoma balthica communities. WILSON, J.G. & HALCROW W., Estuarine management and quality assessment, Plenum Press, London : 105-130

DUCROTOY, J.P., 1984. L'exploitation des ressources naturelles de l'estuaire de la Somme : étude bio-sédimentologique. Rapport Université de Picardie, Amiens : 253 p.

DUPONT, J.P., LAFITE, R., 1985. Contribution à la compréhension des mécanismes hydrodynamiques et sédimentaires en Baie de Somme. Actes du Museum de Rouen, 7 : 138-154

DUPONT, J.P., LAFITE, R., 1984. Principales caractéristiques hydrosédimentaires de la Baie de Somme. L'environnement en Picardie A.M.B.E., Amiens : 141-144.

DUPONT, J.P., 1981. Relations entre bios et phénomènes sédimentaires intertidaux : le modèle de la Baie de Somme. Thèse de 3ème cycle, Université de Rouen : 315 p.

ELKAIM, B., 1976. Etude bionomique et écologique des substrats meubles d'un estuaire atlantique du Maroc : l'estuaire du Bou Regreg. I. Unités indicatrices infralittorales. Vie et

Milieu, 27, 15 : 107-169.
EVANS, S., 1977. Growth, production and biomass release of a non-stable population of Cardium edule L.(bivalvia). Zoo. Neth., 5 : 133-141.
FERREIRA, P.S., CACHOLA, R.A., PESTANA, M.G., 1979. Evaluation of cockle stocks in Ria de Faro. A preliminary report. Rapp. P.-V. Reun. Const. Int. Explor. Mer, 175 : 34-37.
FRANKLIN, A., PICKETT, G.D., 1979. The assessment of commercial populations of the edible bivalve Cardium edule. Rapp. P.-V. Reun. Const. Int. Explor. Mer, 175 : 38-43.
FRANKLIN, A., 1972. The cockle and its fisheries. Laboratory Leaflet Fisheries Laboratory Burnham on Crouch, 26 : 1-33.
GALLOIS, D., 1973. Etude de deux Veneridae de l'étang de Thau. Thèse de 3ème cycle, Université de Montpellier : 121 p.
GESQUIERE, B., 1986. Cycle de la gamétogénèse de la coque Cerastoderma edule en Baie de Somme. Rapport IFREMER, Université de Picardie : 25 p.
GIMAZANE,J.P., 1969. Biologie de Cardium edule en baie des Veys(Calvados - France). Thèse de 3ème cycle, Université de Caen: 113 p.
HANCOCK, D.A., URQUHART, A.E., 1965. The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (Cardium edule L.). Fish. Inv., series II, 29, 2: 1-39.
HANCOCK, D.A., FRANKLIN, A., 1972. Seasonal changes in the condition of the edible cockle (Cerastoderma edule). J. Appl. Ecol., 9 : 567-579.
HANCOCK, D.A., 1973. The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. P.V Réunion CIEM, 164 : 113-131.
ISAKOV, J.A., VOROBIEV, K.A., 1940. The wintering of birds on the southern Caspian. Trans. Hassan-Kuli state Reserv., 1 : 5-159.
KINGSTON, P.F., 1974. Studies on the reproductive cycles of Cardium edule and C. glaucum. Mar. Biol., 28 : 317-323.
KIORBO, T., MOHLENBERG, F., 1981. Particle selection in suspension feeding bivalves. Mar. Ecol. Progress series, 5 : 291-296
KRISTENSEN, I., 1956. Differences in density and growth in cockle population in the Dutch Wadden Sea. Neth. Arch. Zool., 12 : 351-454.
LAFITE, R., 1986. Etude sédimentologique de la Baie de Somme Rapport IFREMER, Université de Rouen, Région Picardie : 130p.
LAMBERT, L., 1943. La coque (Cardium edule L.). Revue des travaux de l'Office des Pêches Maritimes, 13, 1-4 : 441-475.
LUBET, P., 1981. Action de la température sur les Lamellibranches. Bull. Soc. zoo. de France, 106, 3 : 283.
LUCAS, A., 1965. Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. Thèse d'Etat, Université de Brest : 135 p.
MADSEN, F.J., 1954. On the food habits of the diving ducks. Denmark Dan. Rev. Game Biol., 2 : 155-266.
MADSEN, F.J., 1957. On the food habits of some fish-eating birds in Denmark. Dan. Rev. Game Biol., 3 : 21-83.
MADSEN, P.B., 1984. The dynamics of the dominating macrozoobenthos in the danish WaddenSea 1980-1983. Report of the Marine Pollution Laboratory (Miljostyrelsens Havf Orureningslaboratorium), 1 et 2 : 35 et 73 p.
MAILLARD, C., 1976. Distomatoses de poissons en milieu lagunaire. Thèse Doctorat Sc. Nat. Univ. Montpellier : 383p.

MARTOJA, R., MARTOJA-PIERSON, M., 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson, Paris : 345 p.
MUUS, K., 1973. Settling, growth and mortality of young bivalves in the Oresund Ophelia, 12 : 79-116.
ORTON, J.H., 1926. On the rate of growth of Cardium edule. Part I. Experimental observations. J. Mar. Biol. Ass. New Series, 2 : 239-279.
SEED, R., BROWN, R.A., 1977. A comparison of the reproductive cycles of Modiolus modiolus (L.), Cerastoderma edule (L.) and Mytilus edulis (L.) in strangford lough, Northern Ireland. Oecologia, 30 : 173-188.
SMIDT, E., 1951. Animal production in the danish Wadden Sea. Medelser Komm. Dan. Fisk. Havund., 11, 6 : 151 p.
SMIT, C.J., WOLFF, W.J., 1981. Birds of the Wadden Sea. A.A. Balkema : 308 p.
SPAANS, A.L., 1971. On the feeding ecology of the herring gull Larus argentatus Pont. In the northern part of the Netherlands. Ardea, 59 : 73-188.
SUEUR, F., 1984. Statut de l'huîtrier-pie (Haematopus ostralegus) en baie de Somme. Alauda, 52 : 51-55.
SYLVAND, B., 1986. Influence de type semi-catastrophique des tempêtes de nord-nord-est sur le macrozoobenthos de la Baie des Veys. J. Rech. Oceano., 11 (sous presse).
SYLVESTRE, C., BATREL, Y., LE GAL, Y., 1985. La détection des effets subléthaux des pollutions : utilisation in situ d'un indice biochimique. La charge énergétique. La Baie de Seine, Colloque national du CNRS, GRECO "MANCHE", 2 : 237-241.
TRIPLET, P., 1984. Facteurs abiotiques et biotiques conditionnant une stratégie de recherche de nourriture : l'exemple de l'huîtrier-pie Haematopus ostralegus (L.) prédateur de la coque Cerastoderma edule en Baie de Somme. Diplome d'études approfondies, Paris VI :115 p.
VAUK-HENZELT, E., SCHUMANN, K., 1980. Zur winternahrung durchziehender und rastender sturmmowen (Larus canus)aus dem bereich der insel helgoland. Angewandte Ornithologie, 5, 4 : 178-184.
WEST, A.B., PARTRIDGE, J.K., LOVITT, A., 1979. The cockle Cerastoderma edule (L.)on the South Bull. Dublin Bay : population parameters and fishery potential. Irish Fisheries Investigations, B, 20 : 3-18.
WILSON, J.G., DUCROTOY, J.P., DESPREZ, M., ELKAIM, B., 1987. Application d'indices de qualité écologique des estuaires en Manche centrale et orientale. Vie et Milieu, 37, 1 (sous presse).

HALIOTIS, 16 (1987) : 353 - 361

INFLUENCIA DE LA TASA DE ALIMENTACION SOBRE LA MADURACION DE LAS GONADAS DE *Haliotis discus* (REEVE, 1846) (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA)

par

Juan B. PEÑA

Instituto Acuicultura Torre de la Sal, C.S.I.C., Ribera Cabanes, 12595 Castellón (Espagne)

ABSTRACT : INFLUENCE OF FOOD RATES ON THE GONADAL MATURATION OF *Haliotis discus* (REEVE, 1846) (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA).

The influence of the amount of ingested algae by *Haliotis discus* adults during its conditioning before the natural spawning season, using 4 different food levels of *Ulva rigida* (25, 50, 75 and 100 %) was studied. The account of algae ingested daily by the lot 1 was 1.2 %, in the 2nd 2 %, in the 3rd 2.4 % and in the 4th 2.7 %. The ripeness rate and the gonad index of specimens in lot 1 were lower than in lots 2, 3 and 4. The spawning rate was related to the amount of ingested food. In order to get a hign rate of ripeness in adults it is enough to supply 2.4 % of body weight in algae.

Key words : feeding, maturation, *Haliotis discus*, Gastropoda, Castellon (Spain)

RESUME : INFLUENCE DE L' ALIMENTATION DES ORMEAUX *Haliotis discus* (REEVE, 1846) SUR LA MATURATION SEXUELLE (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA).

L'influence de la quantité d'algues ingérée par les ormeaux adultes sur la maturation gonadale est étudiée pendant leur conditionnement avant la saison de la ponte naturelle, fournissant quatre doses différentes d'*Ulva rigida* (25, 50, 75 et 100 %). La quantité d'algues ingérée par jour est déterminée par 4 lots expérimentaux, sont respectivement 1,2 %, 2 %, 2,4 % et 2,7 % du poids moyen des individus. Le pourcentage de maturité, le bilan gonadique et le pourcentage de ponte du lot 1 sont très bas, comparés avec les autres lots. Pour obtenir un pourcentage important de maturité des ormeaux adultes il faut leur fournir 2,4 % de leur poids en algues.

Mots clés : alimentation, maturation, *Haliotis discus*, Gasteropodes, Castellón (Espagne).

RESUMEN :

Se ha estudiado la influencia de la cantidad de algas consumidas por los reproductores de *Haliotis discus* durante su acondicionamiento previo a la época de puesta natural, suministrando 4 dosis diferentes de *Ulva rigida* (25, 50, 75 y 100 %). La cantidad de algas ingerida diariamente por cada lote fue de 1,2 %, 2 %, 2,4 % y 2,7 %, respectivamente, del peso medio de los individuos. El porcentaje de madurez y el índice gonadal del lote 1 eran muy bajos comparados con los de los otros 3 lotes y el porcentaje de puesta también estaba relacionado con la cantidad de alimento tomado.

Palabras clave : alimentación, maduración, *Haliotis discus*, Gasterópodos, Castellón.

INTRODUCCION

En la maduración de las gónadas de la mayoria de invertebrados influyen principalmente 3 factores: la temperatura, el fotoperiodo y la alimentación (GIESE, 1959). El efecto de la temperatura se ha estudiado en muchas especies, pero muy poco los otros dos factores. En el caso del género Haliotis la acción de la temperatura ha sido abordada por KIKUCHI & UKI (1974a; 1974b; 1975) y UKI & KIKUCHI (1984). La influencia de la alimentación la estudiaron UKI & KIKUCHI (1982) en Haliotis discus hannai (Ino, 1952) pero hasta la fecha no se había comprobado este efecto en H. discus (Reeve, 1846).

El género Haliotis en su estado juvenil y adulto se alimenta principalmente de algas macroscópicas, prefiriendo las feofíceas: Laminaria, Undaria, Eisenia, Ecklonia y Macrocystis, las clorofíceas: Enteromorpha, Ulva y Codium y las rodofíceas: Pachymenia, Grateloupia, Rhodymenia y Gelidium (SAKAI, 1962; KIKUCHI et al., 1967; UKI, 1981).

Hasta la fecha siempre habíamos proporcionado las algas "ad libitum", planteándonos averiguar la cantidad que consume un lote de animales según la temperatura del agua. En el presente trabajo hemos estudiado la cantidad de Ulva rigida C. Agardh. que hay que proporcionar a un lote de orejas de mar para obtener buena tasa de maduración gonadal y, por consiguiente, un desove abundante.

MATERIAL Y METODOS

Todos los ejemplares de Haliotis discus utilizados nacieron en el Instituto de Acuicultura de Torre de la Sal (Castellón, España) dos o tres años antes de realizar la experiencia. Cada individuo estaba diferenciado por haberse marcado mediante una cinta de plástico, con un número, pegada en la parte dorsal de la concha con Araldit. Los animales marcados se dividieron en 4 lotes de 50 individuos (31 de 2 años y 19 de 3 años) con una talla media inicial de 35,52 $\pm$ 0,389 mm y un peso medio de 5,46 $\pm$ 0,176 g.

Los 4 acuarios utilizados eran rectangulares, de 100 x 60 x 50 cm, con una capacidad aproximada de 300 litros, dotados de doble fondo, los animales descansaban sobre una plancha perforada, con un diámetro de poro de 5 mm, para facilitar la evacuación de las heces. Sobre el falso fondo se colocaron 2 tejas de arcilla para proporcionar el adecuado escondrijo a los animales. Estos acuarios se mantenían en condiciones naturales de temperatura y fotoperiodo, con un flujo contínuo de agua de 2 litros/minuto y, además, ésta se renovaba completamente dos veces por semana, momento en que se aprovechaba para pesar las algas sobrantes y proporcionar las algas frescas.

Hemos empleado como fuente de alimento de los reproductores la clorofícea Ulva rigida, por ser una especie facilmente asequible durante todo el tiempo que duró la experiencia, del 22 de mayo al 2 de noviembre de 1984, es decir, 164 dias. A cada lote se le proporcionaba una dosis distinta de U. rigida, de 25, 50, 75 y 100 %, considerando esta última como la dosis de saciedad (Tabla 1). Las algas se esparcían por todo

el fondo de los acuarios, colocándose también una porción bajo las tejas, para facilitar su acceso a los ejemplares.

Cada 28 dias de cultivo, excepto el primer control que fue a los 24 dias, se observaban los ejemplares de cada lote para seguir la evolución de las gónadas. La maduración de ésta puede detectarse a simple vista, sin trastorno aparente de los animales. La gónada se desarrolla alrededor del hepatopáncreas formando el apéndice cónico (PEÑA, 1986), el ovario adquiere un color verde y el testículo blanco cremoso, que destacan sobre el marrón azulado de la glándula digestiva. La maduración de la gónada se ha clasificado en 4 estados del índice gonadal, de 0 a 3 (UKI & KIKUCHI, 1982).

Todos los ejemplares que maduraron al final de la experiencia con un índice gonadal 3, 32 hembras y 38 machos, se indujeron a la puesta según el método del peróxido de hidrógeno (PEÑA, 1983) reaccionando positivamente al estímulo un 63 % de los animales (50 % de las hembras y 74 % de los machos).

El porcentaje diario de alimentación se calculó según la fórmula descrita por UKI (1981):

$$K = \frac{2 \times C \times 100}{t \times (Pi + Pf)}$$

donde "C" es la cantidad de algas ingeridas por individuo en gramos, "t" es el tiempo en dias, "Pi" es el peso medio inicial de los animales y "Pf" el peso medio final en gramos.

RESULTADOS

El coeficiente de preferencia algal, porcentaje de algas consumidas respecto a las proporcionadas, en los dos primeros lotes es muy elevada, lo que demuestra que los individuos con alimentación deficitaria buscan las algas por todo el tanque hasta agotarlas, mientras que los animales bien alimentados se limitan a comer lo necesario. El lote 1 normalmente se terminaba las algas disponibles a las 24 horas y permanecía luego 2 ó 3 dias sin comer, el lote 2 consumía la dosis proporcionada a los tres dias y en los lotes 3 y 4 siempre quedaba un remanente más o menos abundante.

En la tabla 1 se representa la cantidad total de Ulva rigida proporcionada y consumida por cada lote durante los 164 dias de cultivo. Las algas consumidas en los lotes 3 y 4 pueden considerarse las correspondientes a la saciedad, 7,1 y 8 g diarios para cada lote, mientras que el lote 1 consumía 3,2 g diarios, menos de la mitad de la dieta de saciedad y el lote 2 comía 5,65 g diarios. Esta última dosis se ha considerado como la adecuada para una buena maduración gonadal y un crecimiento satisfactorio.

La figura 1 muestra la cantidad de U. rigida consumida por cada individuo H. discus a la semana, durante los 164 dias de cultivo, donde puede observarse que el lote 1 consumía aproximadamente la misma cantidad de algas durante toda la experiencia, alrededor de 0,5 g/individuo y semana, mientras que en los otros lotes el consumo de

TABLA 1

Cantidad de algas proporcionadas y consumidas por 50 individuos Haliotis discus durante 164 dias de cultivo.

Quantité d' Ulva rigida fournie et consommée par 50 individus d' Haliotis discus pendant 164 jours d'élevage.

Lote	Dosis (%)	Algas proporc. (g)	Algas consumidas (g)	Ración diaria (g)	Coeficiente preferencia algal	Porcentaje diario de alimentación
1	25	535	523	3,19	97,8	1,19
2	50	1037	927	5,65	89,4	1,99
3	75	1551	1159	7,07	74,7	2,41
4	100	2064	1305	7,96	63,2	2,65

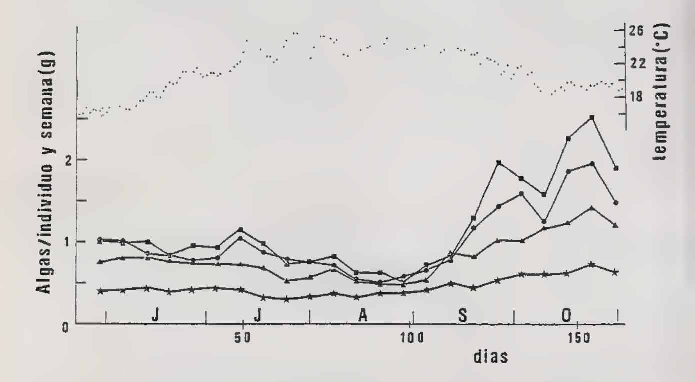


FIGURA 1: Cantidad de Ulva rigida consumida por cada individuo de Haliotis discus a la semana, según la dosis de alga proporcionada (★: lote 1; ▲ : lote 2; ● : lote 3; ■ : lote 4). El punteado corresponde a la temperatura del agua.

FIGURE 1 : Quantité d' Ulva rigida consommée pour chaque individu d' ormeau, Haliotis discus, par semaine, selon la dose d'algues fournie (★ : lot 1; ▲ : lot 2; ●: lot 3; ■ : lot 4). La ligne de points correspond à la température de l' eau dans les bassins du laboratoire.

algas disminuía desde finales de julio a mediados de septiembre, cuando las temperaturas del agua superaban los 24°C, pero a partir de estas fechas se producía un gran incremento en el consumo de U. rigida.

Algunos ejemplares H. discus estudiados tenían inicialmente la gónada con cierto grado de madurez, propia de la maduración primaveral, constatándose un porcentaje de madurez entre un 12 y un 20 % y un índice gonadal de 0,12 a 0,26, que paulatinamente fueron disminuyendo en los meses de máximo calor (fig. 2), pero a partir de los 108 dias de cultivo, a principios de septiembre, al iniciarse el descenso de la temperatura del agua por debajo de los 24°C, se produjo un incremento del índice gonadal y del porcentaje de individuos maduros. El valor máximo del índice gonadal se obtuvo en el

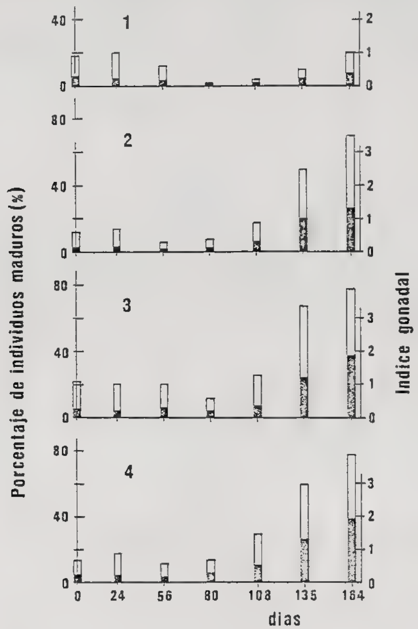


FIGURA 2 : Porcentaje de individuos maduros (barras blancas) e índice gonadal (barras negras) en Haliotis discus, durante 164 dias de cultivo, según la dosis de alga proporcionada.

FIGURE 2 : Pourcentage d' individus mûrs (blanc) et index gonadique (noir) de l' ormeau, Haliotis discus, pendant les 164 jours d' élevage, selon la dose d' algues fournie.

lote 4 con un valor de 1,92 llegándose, incluso, a un 54 % de individuos completamente maduros (Tabla 2).

TABLA 2

Indice gonadal y porcentaje de madurez de los 4 lotes de reproductores de H. discus.
Index gonadique et pourcentage de maturité chez les 4 lots de reproducteurs d' H. discus.

Lote	Indice gonadal inicial	Indice gonadal final	Porcentaje de madurez inicial	Porcentaje de madurez final	Individuos en estado de madurez 3
1	0,26	0,36	18	20	2
2	0,12	1,62	12	70	17
3	0,26	1,84	20	78	24
4	0,20	1,92	14	78	27

Al acabar la experiencia, los ejemplares que alcanzaron un grado de madurez 3 se estimularon al desove con peróxido de hidrógeno. En el lote 1 los dos individuos maduros, a pesar de tener la gónada completamente desarrollada, no desovaron tras la inducción a la puesta, pero sí los ejemplares bien alimentados de los otros tres lotes (Tabla 3). El porcentaje de respuesta al estímulo fue mayor en los machos (de 70 a 80 %) que en las hembras (de 43 a 58 %), constatándose un ligero incremento en los lotes mejor alimentados para ambos sexos.

TABLA 3

Individuos de Haliotis discus que maduraron al final de la experiencia y fueron estimulados al desove, según los sexos.
Nombre d' individus d' Haliotis discus ayant atteint un degré de maturité 3 à la fin de l' experience et qui furent stimulés a la reproduction, selon les sexes.

Acuario	Sexo	Número de individuos maduros	Número de individuos que desovaron	Porcentaje de desoves
1	M	1	0	0
	H	1	0	0
2	M	10	7	70
	H	7	3	42,9
3	M	12	9	75
	H	12	6	50
4	M	15	12	80
	H	12	7	58,3

DISCUSION

El valor alimentario de las algas empleadas influye considerablemente en el crecimiento y en la maduración gonadal de Haliotis. KIKUCHI et al. (1967) encontraron un valor alimentario en Ulva pertusa Kjellman que era la mitad del calculado para Undaria pinnatifida (Harv.) Sur. y Eisenia bicyclis (Kjellman) Setchell; resultados similares han sido descritos por SAKAI (1962) quien ha relacionado la clorofícea U. pertusa con las feofíceas Laminaria religiosa Miyabe y U. pinnatifida.

Las feofíceas proporcionan un incremento del índice gonadal mucho más rápido que las clorofíceas y rodofíceas, por eso es aconsejable la alimentación de la oreja de mar con algas pardas durante el acondicionamiento de los reproductores para obtener una buena maduración gonadal. En Torre de la Sal es dificil conseguir algas pardas, grandes, tipo Laminaria rodriguezi Bornet, por lo que se utilizó U. rigida, una de las clorofíceas que proporcionó buenos resultados en la alimentación de Haliotis discus hannai (SAKAI, 1962).

El porcentaje diario de alimentación en los lotes 3 y 4, con dietas próximas a la saciedad, era de 2,4 y 2,6 respectivamente. Estos proporcionan elevados porcentajes de madurez y del índice gonadal, mientras que en el lote 1 era del 1,2 %, la mitad de estos últimos y en el lote 2 era del 2 %, sin embargo los porcentajes de madurez y del índice gonadal de este último lote eran similares a los encontrados en los lotes bien alimentados. Consiguientemente, la tasa de alimentación influye en el desarrollo de la gónada de H. discus de tal forma que en los lotes bien alimentados, en condiciones naturales de temperatura y fotoperiodo, una buena parte de los individuos maduraban normalmente y podían ser estimulados al desove durante la época natural de puesta.

El desarrollo de la gónada en H. discus se detiene en verano, cuando la temperatura del agua supera los 24°C, observándose la mayoría de individuos sin diferenciación sexual. A finales de septiembre, cuando la temperatura del agua desciende de 24°C, se produce una rápida maduración gonadal, de tal forma que a los 27 dias desde el descenso de esta temperatura, en los 3 lotes bien alimentados, se obtenía diferenciación sexual en un 50, 60 y 68 %, mientras que el lote 1 sólo mostraba un 10 % de ejemplares sexualmente diferenciados. A los 56 dias del descenso de los 24°C, en los lotes 2, 3 y 4 se alcanzaba un porcentaje de madurez del 70, 78 y 78 % respectivamente, mientras que en el lote 1 sólo se llegaba al 20 %. Esto sugiere que, la maduración gonadal tiene lugar cuando la temperatura del agua desciende de 24°C. El desove natural se produce entre 18 y 20°C, unos meses más tarde. En relación con estos resultados, son interesantes las experiencias de SASTRY (1963). Este autor cultivó un lote de Aequipecten irradians Lamarck en condiciones de laboratorio a 24,5°C y no iniciaron la gametogénesis, pero sí los individuos mantenidos en condiciones naturales. Consiguientemente, las temperaturas del agua superiores a 24°C tienen un efecto negativo sobre el desarrollo gonadal de H. discus, pero estas temperaturas elevadas son precisas para que se produzca la maduración y la puesta cuando se desciende de los 24°C.

En la inducción al desove, los lotes 3 y 4 dieron lugar a buenos porcentajes de puesta. Los ejemplares del lote 2, a pesar de haber consumido menos algas, proporcionaron unos resultados muy similares a los de aquellos lotes, respecto al índice gonadal,

al porcentaje de individuos maduros y al de respuesta al desove, por lo tanto, no es preciso proporcionar algas "ad libitum" para obtener un buen desarrollo gonadal sino que con 0,11 g de Ulva por individuo, ración diaria consumida en el lote 2, es suficiente. Un porcentaje diario de alimentación de un 2 % se considera que es el más adecuado en individuos de 5,5 g de peso medio.

Con los resultados obtenidos se puede concluir que la cantidad y calidad de las algas ingeridas por los reproductores de oreja de mar influye en el desarrollo de la gónada y especialmente en la tasa de desove, por lo tanto, en el acondicionamiento de los reproductores se debe tener en cuenta la cantidad y la calidad del alimento que se proporciona.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS :

GIESE, A.C., 1959. Comparative physiology: Annual reproductive cycles of marine invertebrates. Ann. Rev. Physiol., 21: 547-576.

KIKUCHI, S., SAKURAI, Y., SASAKI, M., & ITO, T., 1967. Food values of certain marine algae for the growth of the young abalone, Haliotis discus hannai. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab., 27: 93-100.

KIKUCHI, S., & UKI, N., 1974a. Technical study on artificial spawning of abalone, genus Haliotis. I. Relation between water temperature and advancing sexual maturity of Haliotis discus hannai Ino. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab., 33: 69-78.

KIKUCHI, S., & UKI, N., 1974b. Technical study on artificial spawning of abalone, genus Haliotis. V. Relation between water temperature and advancing sexual maturity of Haliotis discus Reeve. Ibidem, 34: 77-85.

KIKUCHI, S., & UKI, N., 1975. Technical study on artificial spawning of abalone, genus Haliotis. VI. On sexual maturation of Haliotis gigantea Gmelin under artificial conditions. Ibidem, 35: 85-90.

PEÑA, J.B., 1983. Algunos ensayos sobre puesta inducida en Haliotis discus Reeve. Inf. Tec. Inst. Inv. Pesq., 105: 12 p.

PEÑA, J.B., 1986. La gónada de Haliotis discus Reeve (Gastropoda: Prosobranchia) y los factores que influyen en su maduración. Iberus, 6 (2):

SAKAI, S., 1962. Ecological studies on the abalone, Haliotis discus hannai Ino. I. Experimental studies on the food habit. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 28 (8): 766-779.

SASTRY, A.N., 1963. Reproduction of the bay scallop, Aequipecten irradians Lamarck. Influence of temperature on maturation and spawning. Biol. Bull., 125: 146-153.

UKI, N., 1981. Food value of marine algae of Order Laminariales for growth of the abalone, Haliotis discus hannai. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab., 42: 19-29.

UKI, N., & KIKUCHI, S., 1982. Influence of food levels on maturation and spawning of the abalone, Haliotis discus hannai related to effective accumulative temperature. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab., 45: 45-53.

UKI, N., & KIKUCHI, S., 1984. Regulation of maturation and spawning of an abalone, Haliotis (Gastropoda) by external environmental factors. Aquaculture, 39: 247-261.

HALIOTIS, 16 (1987) : 363 - 381

EFFET DE LA QUALITE DE L'EAU SUR LA CROISSANCE LARVAIRE DE PECTEN MAXIMUS EN ECLOSERIE : OBSERVATIONS PRELIMINAIRES

par

J.F. SAMAIN*, J.C. COCHARD*, L. CHEVOLOT*, J.Y. DANIEL*
C. JEANTHON**, J.R. LE COZ*, Y. MARTY***, J. MOAL*, D. PRIEUR**, M. SALAUN*

* IFREMER, Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex, FRANCE
** Université de Bretagne Occidentale, U.A.CNRS 322, 29287 Brest Cedex, FRANCE
*** GERBAM, Laboratoire de Zoologie, Université de Bretagne Occidentale, 29287 Brest Cedex, FRANCE.

ABSTRACT : EFFECT OF SEA WATER QUALITY ON LARVAL GROWTH OF PECTEN MAXIMUS IN A HATCHERY : PRELIMINARY RESULTS

A positive increase in larval growth of *Pecten maximus* was observed when they were cultivated in sea water from a pond, compared with those cultivated on sea water from outside. The two waters were filtered on 1 µm CUNO filters, the other parameters, light, temperature and food (cultivated phytoplancton) were identical. Differences in larval growth were independant from season and were recorded in length, dry weight, organic matter, ash, total proteins, glycogen, lipids. Preliminary measurements of filtered sea water chemistry (aminoacids, fatty acids, organic matter, nutrients), on particulate matter (electronic microscope) or autotrophic and heterotrophic productivity were performed in December and June. Higher levels were observed on particulate matter, organic carbon, number of bacteria, flagellated cells (in the range of 1 micron), heterotrophic productivity in the water from the pond but the seasonality of these differences is to be investigated. Higher activities were recorded in amylase, laminarinase and typsin activity of larvae cultivated on the water from the pond suggesting ingestion of the related substrates. The growth effect disappeared when water from the pond was 0.22 µm filtered. Picoplankton and bacteria will be investigated in the future as they could be an explanation of these first results.

Key words : water quality, growth factor, *P. maximus*, hatcheries.

RESUME

Des différences positives de croissance sont observées quelle que soit la saison, pour des larves de Pecten maximus élevées dans l'eau d'un ancien vivier, comparativement avec l'eau qui l'alimente périodiquement. Ces eaux sont filtrées au préalable à 1 µm sur des cartouches CUNO, les élevages sont par ailleurs menés dans les mêmes conditions de lumière, de température et de nourriture (phytoplancton de culture). Cette différence est significative en termes de taille, poids sec, matière organique, cendres, protéines totales, glycogène, lipides des larves. Une série d'observations préliminaires sur la composition chimique de ces deux eaux après la filtration (acides aminés, acides gras, matière organique, sels nutritifs), sur la flore bactérienne (totale, hétérotrophes, vibrio), sur le matériel particulaire par microscopie électronique, sur la productivité autotrophe et hétérotrophe a été effectuée en décembre et en juin. Les différences observées concernent la charge particulaire, le nombre de bactéries, la présence de cellules à flagelles de l'ordre du micron et une productivité hétérotrophe qui sont supérieurs dans l'eau du vivier. Mais, le maintien de ces différences avec la saison ne peut être affirmée. Les larves possèdent des activités amylase, laminarinase et trypsine supérieures dans l'eau du vivier suggérant l'ingestion des substrats correspondants. L'amélioration de la croissance est perdue si l'eau du vivier est filtrée à 0.22 µm. La nature particulaire et hétérotrophe du facteur actif oriente la suite de l'étude sur le picoplancton et les bactéries qui pourraient expliquer ces résultats préliminaires.

Mots clés : qualité d'eau, facteur de croissance, P. maximus, écloseries.

INTRODUCTION

A plusieurs reprises les écloseries de mollusques bivalves signalent des différences de résultats dans les élevages, en termes de croissance, de développement, de métamorphose et de fixation, bien qu'en apparence de mêmes protocoles expérimentaux aient été respectés. La qualité de l'eau est alors incriminée sans pour autant que ce terme ne soit précisé. Un tel exemple est observé à l'écloserie d'Argenton (Finistère) où la vitesse de croissance de larves de Pecten maximus est notablement affectée par l'origine de l'eau de mer filtrée à 1 µm, selon qu'elle est pompée en mer ouverte ou dans un ancien vivier principalement alimenté aux vives eaux. Le travail rapporté ici tente de caractériser le phénomène et d'en étudier les causalités.

MATERIEL ET METHODES :

Traitement de l'eau : l'écloserie est implantée près d'un ancien vivier à crustacés de 3 600 m^3 (profondeur 2 m) qui sert de réserve d'eau. L'eau de ce vivier (eau V) est partiellement renouvelée par les hautes mers de coefficient supérieur à 60. Une station de pompage est alimentée par deux canalisations placées dans le vivier. D'une longueur d'environ 30 m, elles sont utilisées alternativement à intervalle de deux semaines afin de limiter les salissures biologiques. Une troisième adduction d'eau (50 m) permet le pompage à marée haute à l'extérieur du vivier (eau E). Ces deux eaux sont ensuite traitées de la même façon, la filtration se fait en deux étapes : une filtration sur filtre à sable, nettoyé chaque jour à contre courant, puis une filtration à 1 µm par deux cartouches filtrantes de polypropylène (AMF CUNO DPPPY) en série. Lorsqu'une filtration à .22 µm a été utilisée, la seconde cartouche 1 µm a été remplacée par une cartouche en nylon hydrophile (Zetapor .22 µm). Tous les élevages ont été réalisés en eau thermorégulée à 18°C dans une salle soumise à la lumière naturelle, complémentée d'un éclairage artificiel pendant les heures ouvrables.

Elevage des larves : les élevages larvaires ont été menés suivant des techniques adaptées de "GRUFFYDD et BEAUMONT (1970, 1972)" décrites par "BUESTEL et al. (1982)". Les larves sont élevées en bacs cylindriques à fond conique de 400 l dont l'eau est agitée par insufflation d'air à la pointe du cône. La nourriture distribuée chaque jour est composée d'un mélange de Pavlova lutheri, Isochrysis aff. galbana (T. iso), Chaetoceros calcitrans ; les concentrations finales respectives sont de 20, 20, 10 cellules par microlitre pour 12 à 13 larves par ml. La prolifération bactérienne est limitée par adjonction de chloramphénicol à raison de 8 mg/l "LE PENNEC et PRIEUR (1972)". Les bacs d'élevage sont vidangés et nettoyés au détergent trois fois par semaine. Les larves recueillies sur un tamis de 45 µ sont lavées à l'eau filtrée. A cette occasion un échantillon est prélevé pour le contrôle de la survie et de la croissance. La croissance a été évaluée par la mesure au micron de la plus grande dimension de 30 individus par bac à l'aide d'un projecteur de profil NIKON V12 équipé d'un vernier électrique. Pour l'expérience réalisée en béchers de deux litres, les mêmes techniques ont été utilisées, l'eau n'a cependant pas été agitée par bullage. Des triplicats ont été réalisés systématiquement. En fin d'expérience, un tri des larves a été effectué : les larves retenues sur un tamis de 150 µm sont en majorité au stade pédivéligère et peuvent donc être transférées en nurserie. Un rendement en larves pédivéligères est défini comme le pourcentage de larves qui ont atteint ce stade.

Conditionnement de l'eau : pour étudier l'évolution de l'eau sans les larves dans les bacs d'élevage, des bacs similaires ont été remplis par l'eau des deux provenances et ont été suivis pendant le cycle correspondant de l'élevage (48 heures entre deux changements d'eau). Un lot a été incubé sans apport, l'autre a été complémenté du milieu des cultures d'algues habituellement fournies à l'élevage. Ce milieu a été préparé par centrifugation de la culture à 3000G pendant 10 mm suivi d'une filtration sur Filtre GFC Whatman.

Analyses chimiques : la salinité a été déterminée par la méthode de "KNUDSEN (AMINOT 1983)", l'ammonium [NH_4] par la méthode de "KOROLEFF (1969)", les nitrates, selon la procédure de "TREGUER et de LE CORRE (1975)", le carbone organique total (COT) par la méthode de "MENZEL et VACARO (1964)". L'analyse de lipides a été faite en chromatographie gazeuse (GC) sur colonne capillaire "MARTY (1976)". L'analyse des acides aminés libres dissous (AALD) a été réalisée par la méthode à l'OPA selon la procédure de "MANAGAU et MADEC (1986)".

La chlorophylle "a" : a été dosée selon la méthode de "YENTSCH et MENZEL (1963)" sur le matériel particulaire recueilli par filtration sur des filtres Sartorius. 45 µm.

Bactéries : les analyses ont porté sur l'eau E et V avant et après filtration, et avant la vidange des bacs (en présence des larves et des algues). Une étude préliminaire a été effectuée en décembre et une étude plus complète du 2 au 18 juin 1986. Les eaux des bacs traitées au chloramphénicol ont été suivies pendant les 7 cycles de renouvellement. Les flores bactériennes ont été dénombrées sur les milieux ZOBELL 2216E d'"OPPENHEIMER et ZOBELL (1952)" et TCBS "KOYABACHI et al. (1963)", ainsi que par microscopie en épifluorescence selon la méthode décrite par "HOBBIE et al. (1977)". La biomasse bactérienne a été mesurée lors du premier et du dernier cycle d'élevage selon la méthode décrite par "FRY et DAVIES (1984)".

Production autotrophe et hétérotrophe : l'eau de mer des deux origines (vivier, eau extérieure), avec ou sans addition du milieu de culture des algues, a été incubée dans des flacons de 100 ml en présence de bicarbonate marqué au ^{14}C pour mesurer l'activité autotrophe, ou de thymidine tritiée pour l'activité mCi/mmole) ou 20 µci de methyl ^{3}H thymidine (45 Ci/mmole) ont été introduits dans chaque échantillon. Pour chaque échantillon, on a réalisé un témoin formolé (0,1 % concentration finale). Un témoin incubé au noir a été réalisé dans le cas de la production autotrophe. Les flacons ont été suspendus dans les bacs cylindroconiques de 400 l d'élevage larvaire ; l'incubation a duré 4 heures. Les incubations ont été stoppées par filtration sur membranes Sartorius de 0,2 µm pour les échantillons au ^{14}C et les filtres placés dans des fioles à scintillation liquide en présence de 2 gouttes d'HCl 0,1 N à 40° C pendant une nuit. Dans le cas des incubations avec la thymidine, des aliquotes de 20 ml ont été prélevées et mélangées au même volume de TCA (10 %) avant la filtration. Le filtre est ensuite lavé 5 fois par 1 ml de TCA (5 %) "FUHRMAN and AZAM (1982)" avant d'être placé dans une fiole à scintillation.

Les filtres sont ensuite brûlés (PACKARD OXIDIZER, modèle 306) pour éliminer le quenching dû au filtre et aux particules. Deux types de mélange scintillant ont été utilisés : 5 ml de carbosorb + 15 ml de Permafluor pour le marqueur ^{14}C, et 16 ml de Monophase 40 pour le tritium. Le comptage est effectué dans un compteur à scintillation liquide, après établissement des courbes de quenching et les résultats exprimés en dpm. Le nombre de molécules de thymidine incorporées a été calculé par la formule :

$$moles = dpm \times (AS)^{-1} \times 4,5 \,.\, 10^{-13}$$

où AS est l'activité spécifique de la solution de thymidine en Ci/mole et $4,5 \,.\, 10^{-13}$ est le nombre des Curies par dpm. Les valeurs des témoins formolés ont été soustraites.

La vitesse d'assimilation du bicarbonate marqué a été calculée par la formule

$$V = \frac{dpm\ (Sn + A)}{C.\ \mu\ .\ t}$$

où V est la vitesse d'assimilation en mg carbone/l/h. ; Sn, la concentration naturelle de bicarbonate en mg C/l du substrat non marqué de l'échantillon ; A, la concentration en mg C/l du substrat marqué ; C, le nombre de dpm fournies par 1µCi ; µ, la quantité de µCi ajoutée par échantillon ; t, le temps d'incubation en heures.

Microscopie électronique : un échantillon de 250 ml est prélevé de chaque bassin dans un flacon (soigneusement nettoyé au mélange sulfochromique) et auquel est rajoutée une solution de "glutaraldéhyde - formol" pour la fixation (1 % final). L'échantillon ainsi préparé est conservé au réfrigérateur à + 4° C. Chacun des échantillons (5 à 10 ml) est filtré sur Nuclépore (0,4 µ ou 0,2 µ) de 13 mm, à l'aide d'une seringue et un "contre-filtre" est déposé sur le premier afin d'éviter toute perte au cours des manipulations suivantes. Chaque préparation subit ensuite la dessication : plusieurs bains successifs d'alcool à 50-75-85 et 100 % d'une durée d'une 1/2 heure chacun (éthanol absolu), avant de passer au point critique (enceinte à 40° C et à 110 b). Lorsque le point critique est terminé, on effectue la métallisation sur le filtre, qui est alors prêt à l'observation au microscope électronique à balayage.

Biochimie de la croissance larvaire : outre les mensurations des larves, des prélèvements de 50 000 larves ont été réalisés pour effectuer d'autres mesures pondérales ou biochimiques de la croissance. Les larves sont filtrées sur filtres Sartorius. 45 µm après avoir été au préalable comptées puis concentrées sur tamis. Elles sont récupérées puis transférées sans le filtre dans un broyeur de Potter ou elles sont broyées dans 2ml d'eau distillée. L'extrait est congelé à - 20°. Les protéines totales sont mesurées selon la méthode de "LOWRY (1951)", le glycogène, obtenu par précipitation alcoolique, par la méthode de "DUBOIS (1956)", les lipides sont pesés après extraction selon la méthode de "BLYE et DYER (1959)". Le poids sec et les cendres sont obtenus après séchage à 80° et calcination à 450°. Les enzymes digestives amylase et trypsine sont dans cette étude préliminaire mesurées par les techniques adaptées aux copépodes en l'attente de méthodes valables pour les mollusques SAMAIN *et al*. (1977)". La laminarinase est dosée selon la méthode décrite dans "HARRIS *et al*. (1986)".

Le schéma du protocole d'analyses est le suivant :

Broyat 50 000 larves dans 2 ml eau distillée	400 µl extrait + 500 µlCH_2CL2+100 µl ethanol: phase unique, puis V/V:1.8/2/2 (2 phases) puis séchage de la phase dichloromethane et pesée = lipides
	500 µl extrait+100 µl TCA 40 %, reprise .5 ml surnageant + 4.5 ml ethanol 90 %, précipité dosé par DUBOIS = glycogène.
	200 µl extrait + 1 ml NaOH 2N, LOWRY = protéines totales
	100 µl dans nacelle prépesée, 80°, 24 h = poids sec, 450°, 24 h, = cendres
	500 µl, surnageant, amylase, trypsine, laminarinase.

Observations de l'ingestion : pour contrôler une éventuelle prédation d'une fraction algale poussant dans l'eau issue du vivier, des larves sont mises à jeûner pendant 48 heures dans de l'eau de mer filtrée à .22 µm, puis sont placées dans les bacs dont l'eau issue de E ou de V, a séjourné 72 heures à 18°. Les larves sont alors échantillonnées et observées en épifluorescence selon la méthode mise au point par "BABINCHAK et UKELESS (1979)" et précisée par "LUCAS et RANGEL (1981)".

Après 30 minutes, 1 heure 30, 2 heures 30 et 24 heures, l'intensité de la fluorescence émise, qui est variable selon l'état de digestion des algues, est notée. Le nombre et la taille des cellules ingérées sont mesurées.

RESULTATS

Croissance : le bilan final de quatre expériences réalisées en volumes de 400 l à différentes périodes de l'année est rapporté dans le tableau 1. L'eau du vivier (V) se révèle systématiquement plus propice à la croissance des larves de *P. maximus*. La différence varie entre 18 à 31 % pour la croissance en taille et dans les mêmes proportions pour les autres paramètres (protéines totales, lipides, glycogène, poids sec, cendres) (Tableau 2). La différence de croissance s'accompagne de l'augmentation des rendements en larves pédivéligères en fin d'élevage pour l'eau (V). La différence apparaît dès le début de l'expérience et se développe tout au long de la vie larvaire (fig. 1). Le phénomène est reproductible en volume de 2 l et se trouve renforcé puisque l'écart de croissance peut atteindre 70 % en taille en fin d'expérience. La filtration de l'eau sur 0.22 µm ne modifie pas la croissance des larves élevées dans l'eau (E) habituellement filtrée à 1 µm. Par contre, elle supprime l'effet observé sur l'eau (V) (fig. 2).

Tableau I - Principales caracteristiques des élevages larvaires de coquilles St Jacques.
Comparaison des résultats de croissance obtenus en eau du vivier et en eau extérieure à différentes périodes de l'année

Date de l'expérience Début	Fin	Nombre départ	Durée	Taille moyenne µ	Croissance journalière moyenne µ/j	Gain de croissance du vivier %	Rendement en pedivéligères	
				V1 204			21	
				V2 200	4,29		24	
				V3 208			29	
5.09.84	8.10.84	2.7 10^6	26 j			18		J 26
				E1 192			14	
				E2 186	3,63		12	
				E3 189			7	
				V1 203			28	
				V2 201	6,93		32	
				V3 197			38	
3.06.85	26.6.85	4.4 10^6	16 j			20		J 23
				E1 188			10	
				E2 186	5.79		10	
				E3 184			12	
				V1 218			-	
				V2 214	5.68		-	
				V3 213			-	
26.11.85	18.12.85	4.3 10^6	22 j			20		
				E1 198			-	
				E2 196	4.74		-	
				E3 197			-	
				V1 222			33	
				V2 219	6.06		46	
				V3 218			34	
28.05.86	17.06.86	6.0 10^6	21 j			31		J 23
				E1 197			14	
				E2 191	4.61		12	
				E3 187			10	

Tableau 2 - Composition biochimique des larves D de *Pecten maximus*
Les valeurs sont exprimées en nanogramme par larve.

	DECEMBRE		JUIN	
	Extérieur	Vivier	Extérieur	Vivier
Taille	197 µm	213 µm	192 µm	220 µm
Poids sec	736 ng	1 044	870	1181
Matière organique	280	370	-	-
Cendres	506	674	-	-
Protéines totales	130	226	182	221
Lipides	51.3	73.1	-	-
Glycogène	3.1	4.9	-	-

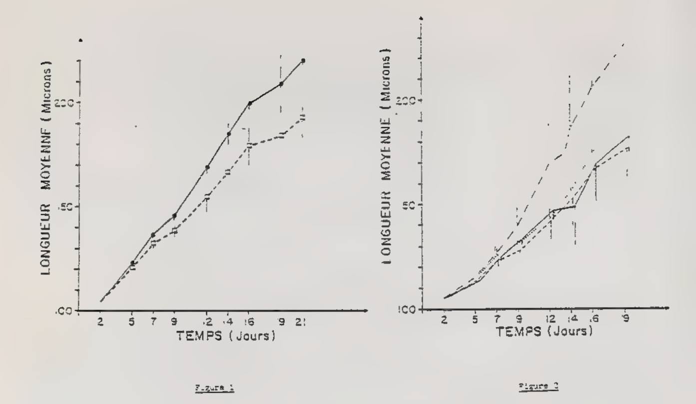


Figure 1

Longueur moyenne et erreur standard à 95 % des larves de P. maximus en croissance dans l'eau (V) o, dans l'eau E

Figure 2

Longueur moyenne et erreur standard à 95 % des larves de P. maximus en croissance dans l'eau (V) filtrée à 1 µm ---, dans l'eau (V) filtrée à 0,22 µm..., dans l'eau (E) filtrée à 1 µm ——, dans l'eau E filtrée à 0.22 µm .

Analyses chimiques de l'eau

Les deux catégories d'eaux ont été analysées selon les paramètres suivants : S % , pH, [NH_4^+], [NO_2^-], [NO_3^-], [Si $(OH)_4$], [PO_4^{3-}], [COT]. De plus la fraction lipidique et les acides aminés libres dissous (AALD) ont été étudiés en détail. La teneur en [NH_4] apparaît supérieure dans l'eau (V) (0,5 à 0,9 µ atg l^{-1}) par rapport à l'eau (E) (0,3 µ atg l^{-1}) en décembre. A la même époque, les nitrates sont également un peu plus élevés dans l'eau V (0,35 à 0,4 µ atg l^{-1}) que dans l'eau E (0,2 à 0,3 µ atg l^{-1}).

Les autres sels nutritifs sont en concentration très similaires pour les deux eaux. En décembre, la mesure de carbone organique total (COT) donne des valeurs voisines de 1 mg C l^{-1} quelque soit l'origine de l'eau. En été, l'eau (V) (3200 à 3700 µg C l^{-1}) apparaît plus chargée que l'eau (E) (2050 à 2500 µg C l^{-1}). L'analyse des lipides révèle des variations importantes entre des prélèvements effectués à des dates différentes, mais ces variations sont tout-à-fait parallèles dans les eaux (E) et (V). En décembre, pour aucun des 37 constituants lipidiques dosés individuellement (27 acides gras, 7 alcools gras et 3 stérols), il n'apparaît de différence évidente. Les teneurs sont conformes aux valeurs habituelles : acides gras totaux (3,6 à 11 µg l^{-1}), alcools gras totaux (2,15 à 6,2 µg l^{-1}), sterols (0,15 à 0,3 µg l^{-1}), pourcentage d'acides gras branchés (2,5 à 6,5 %).

En juin, les acides gras totaux sont supérieurs dans l'eau (V), 32,5 µg/l contre 13,7 µg/l dans (E), ainsi que le rapport ω7/ω9 (2.6 contre 0.8) traduisant une plus grande fraction bactérienne dans l'eau V. L'analyse des AALD dans les eaux prélevées en décembre donne des résultats assez similaires, c'est-à-dire qu'il n'apparaît pas de différence constante entre les deux eaux pour un composé identifié. On peut remarquer cependant que les concentrations en AALD totaux sont faibles (de 20 à 40 nM l^{-1}) même pour des eaux hivernales et que l'acide glutamique est plus abondant (3,4 fois en moyenne) que l'acide aspartique alors que le résultat contraire est en général observé. On peut noter également que dans le chromatogramme des eaux (V) apparaît un pic faible mais constant qui n'est pas visible pour les eaux (E) et ne correspond à aucun des 15 acides aminés recherchés. Si ce résultat se confirme, il sera intéressant de rechercher la nature de ce composé aminé.

Bactéries :

Les dénombrements bactériens (fig. 3) ont été principalement effectués au cours des expériences de juin. Dans l'eau extérieure (E), la microflore totale dénombrée en épifluorescence varie de $0,4.10^5$ cellules . ml^{-1} à $38,4.10^5$ cellules . ml^{-1} . La filtration (filtre à sable puis filtre à 1µm) a dans l'ensemble peu d'effet sur cette microflore. Dans le bac d'élevage, en fin de cycle d'élevage, les valeurs mesurées sont plutôt inférieures aux valeurs de l'eau qui les remplit.

Dans l'eau du vivier (V), on observe pour l'eau non traitée des densités bactériennes de 5 à 10 fois supérieures à celles trouvées dans l'eau extérieure. Cette différence s'estompe après filtration dans 3 cas sur 7. En ce qui concerne les microflores viables dénombrées sur les milieux 2216 E et TCBS, les deux eaux ont des caractéristiques très proches. La microflore totale viable (2216 E) et les vibriomacées (TCBS) évoluent différemment au cours de l'élevage. Elles sont réduites sensiblement par le procédé de filtration, mais alors que la microflore dénombrée sur 2216 E après 48 heures d'élevage est supérieure d'un facteur 100 à celle de l'eau qui a alimenté le bac, les vibrionacées sont inférieures d'un facteur 10 dans les mêmes conditions.

Les volumes cellulaires des bactéries sont pratiquement identiques pour les deux types d'eau. Ils varient de 0.15 à 0.27 µm3 pour les eaux filtrées. En fin de cycle d'élevage, les volumes cellulaires s'accroissent légèrement et varient de 0.25 à 0.32 µm3

Il en résulte que les mesures de biomasse effectuées lors de deux des sept cycles d'élevage indiquent quelques différences entre les deux eaux filtrées, à l'avantage de l'eau (V) 13 à 14 µg C/l pour l'eau (E) contre 45 à 63 µg C/l pour l'eau (V).

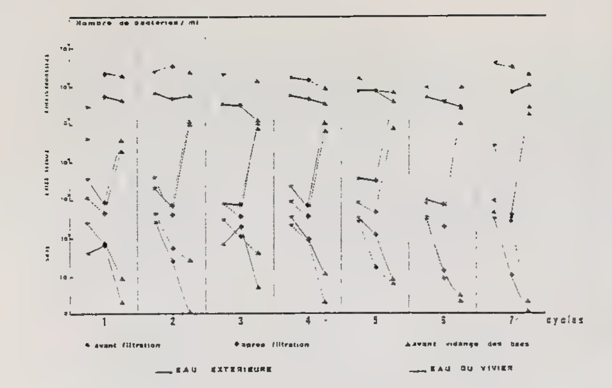


Figure 3 - Dénombrement des bactéries en comptage direct par épifluorescence, sur milieu Zobell 2216 E, sur TC35 dans l'eau (V)... et (E) — , • avant filtration, après filtration, dans le bac d'élevage en présence des larves et de leur nourriture 48 h après le renouvellement d'eau. Observations sur 7 cycles durant l'élevage.

Phytoplancton :

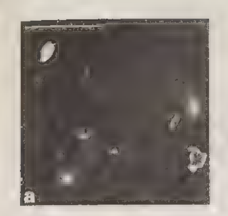
La chlorophylle "a" et les phaeopigments sont faibles, respectivement 0.09 à 0.37 $\mu g l^{-1}$. Les comptages directs en épifluorescence et sous microscope donnent des concentrations de l'ordre de 330 cellules algales/ml, de taille variant autour de 1 à 2 µm, avec une densité significativement supérieure de 30 % dans l'eau (V) (Test T 95 %). Ces chiffres restent faibles devant la concentration des algues qui sont fournies (50 000 cellules/ml) et qui sont de taille supérieure (5 à 8 µm).

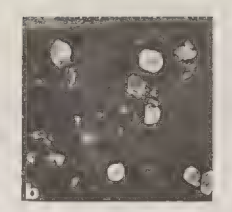
Microscopie à balayage :

La vitesse de filtration à travers des filtres 0.22 µm et 1 µm est très lente pour l'eau (V) suggérant une plus grande charge particulaire qui est confirmée par les observations en microscopie à balayage. Ces particules ressemblent à de nombreux débris, à des bactéries et à des formes de 1 à 2 µm possédant des flagelles (planche 1). L'eau (E) présente moins de débris, possède aussi des bactéries mais ne comporte pas de formes à flagelles.

Production primaire et activité hétérotrophe

La production primaire, mesurée à partir du carbonate ^{14}C est à la limite de détection, par contre une activité hétérotrophe significative a été mesurée par l'incorporation de thymidine tritiée (fig. 4).

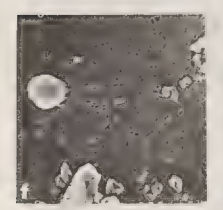


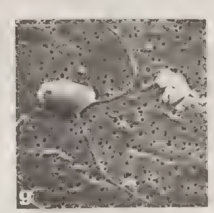




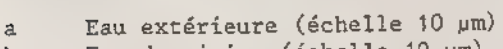






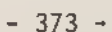






a Eau extérieure (échelle 10 µm)
b Eau du vivier (échelle 10 µm)
c Eau extérieure incubée 48 h avec le milieu de culture des algues fourrage (échelle 1 µm)
d à h Eau du vivier : formes remarquables. Déterminations sur micrographies par M. J. CHRETIENNOT-DINET (comm. pers.) (échelle 1 µm) :
d Probablement genre Pyramichlamys (Chlorophycée)
e Hemiselmis virescens (Cryptophycée)
f Pedinomonas mikron ? (Prasinophycée)
g Genre Sphenochloris ? (Chlorophycée)
h Micromonas pusilla ? (Prasinophycée)

PLANCHE 1



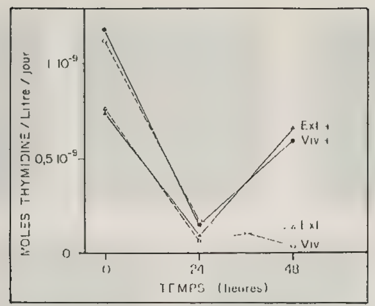
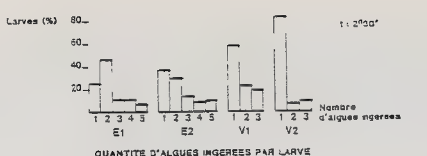


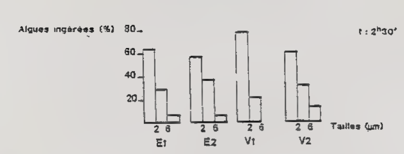
Figure [illegible] - Incorporation de thymidine H^3 dans la fraction particulaire (retenue sur filtres [illegible] µm) de l'eau filtrée à 1 µm issue du vivier (Viv) ou de l'eau extérieure (Ext) incubée sans milieu de culture des algues ( ), avec milieu de culture ( ) en présence de chloramphénicol et dans les conditions de l'élevage mais sans larves.

Elle est intense au temps zéro malgré la présence d'antibiotiques : l'eau du vivier présente une activité 1,5 fois supérieure à celle de l'eau extérieure. L'addition de milieu de culture où ont séjourné les algues n'apporte pas d'activité hétérotrophe supplémentaire au temps initial de remplissage des bacs. Après 24 heures de vieillissement, l'activité chute fortement. Elle reste faible après 48 heures sauf en présence de milieux de culture des algues où elle reprend de façon égale dans les deux eaux. L'activité spécifique hétérotrophe calculée comme étant le rapport entre la vitesse d'incorporation de thymidine sur le nombre de bactéries varie de 7.10^{-19} à 15.10^{-19} moles de thymidine/bactérie/jour, si l'on tient compte des comptages directs en épifluorescence. Les calculs sont sous-estimés car le nombre de bactéries actives est inférieur au nombre total de bactéries.

Observations des larves :

L'observation en épifluorescence, des larves préalablement mises à jeûner, puis réparties dans les deux eaux (V) et (E) sans apport d'algues, montre qu'elles ingèrent quelques algues dont la taille dans plus de 50 % des cas est inférieur à 2 µm (fig. 5). Dans l'expérience de décembre, les larves ont été mises en contact de l'eau (V) ou (E) dès le remplissage des bacs. Une coloration progressive en rose des larves consécutive à la digestion d'algues a été observée avec une tendance plus rapide pour l'eau (V). La deuxième expérience (juin), effectuée sur l'eau vieillie 48 heures, a permis d'observer chez les larves s'alimentant, l'ingestion de 1 à 5 cellules par larve dans la même gamme de taille. En volume de 5 l, de 10 à 20 % des larves se nourrissent d'algues contre 30 à 40 % en bacs de 450 l qui disposent en fait d'une quantité d'algues 100 fois supérieure par larve. Des différences d'ingestion sont observées selon l'origine de l'eau mais sont contradictoires selon les expériences, ce qui ne permet pas de conclure sur ce point.





DISTRIBUTION DES TAILLES DES ALGUES INGEREES

Figure 5 - Haut - Expérience de juin : pourcentage de larves alimentées ayant 1 à 5 algues dans l'appareil digestif après 2 h 30 de mise en contact avec l'eau incubée 48 h dans les conditions d'élevage sans larves. E, eau extérieure, V eau de vivier, (1) incubées sans milieu de culture, (2) incubées avec milieu de culture.

Bas - Pourcentage d'algues ingérées dans les classes de tailles inférieures à 2 µm, entre 2 et 6 µm, supérieures à 6 µm.

Activités des enzymes digestives :

Les niveaux des activités des enzymes digestives sont différents selon l'origine des larves (tableau 3) : en décembre, l'activité de l'amylase en fin d'élevage (J16) était significativement supérieure pour l'élevage en eau (V) alors que la trypsine était identique. En juin, les activités mesurées (amylase, laminarinase, trypsine) étaient significativement supérieures pour l'élevage en eau (V) à la même date. Par contre, aucune activité n'a pu être decelée aux jours J2 et J9.

Discussion :

L'ensemble des mesures effectuées au cours de la croissance larvaire de P. maximus montre qu'il existe pour les larves, malgré la filtration à 1 µm, une différence de qualité entre l'eau qui a séjourné dans le vivier et l'eau pompée à l'extérieur de celui-ci, à marée haute. La filtration à 0.22 µm, en supprimant l'effet observé, montre que cette différence ne provient pas d'un effet défavorable de l'eau (E), mais au contraire, résulte d'un facteur favorable de l'eau du vivier. Ce facteur, n'affecte pas un stade particulier, mais concerne l'ensemble de la vie larvaire. La nature de la membrane filtrante à 0.22 µm (nylon hydrophile) associe, selon le fabricant, la rétention des particules par tamisage à la rétention par absorption. Compte tenu des volumes filtrés, l'absorption en totalité d'une fraction active dissoute reste peu probable, ceci demande à être vérifié. Il n'est donc pas possible, pour l'instant, de conclure définitivement à la

Tableau 3 : Activité par individu et activité spécifique de l'amylase (A), de la trypsine (T) et de la laminarinase (L) des larves de *P. Maximus* élevées sur l'eau filtrée issue du vivier (V) ou de la mer ouverte (E), teneur en protéines totales (P_t) en décembre et en juin. *test T, différence significative au seuil de 5 %, NS non significative.

	DECEMBRE E		DECEMBRE V	JUIN E		JUIN V
10^{-6} AMYLASE/I	2.9	*	4.5	5.8	*	9.7
10^{-6} TRYPSINE/I	324	NS	315	9.5	*	43.0
10^{-6} LAMINA./I	————			.17	*	.33
10^{-6} A/P_t	0.016	*	0.020	.032	*	.043
10^{-6} T/P_t	1.8	*	1.39	.054	*	.185
10^{-3} L/P_t	————			.94	*	1.45
ng. Protéines totales	180.0	*	225.9	180.9	*	224.6

nature particulaire du facteur de croissance. Par contre, il se situe dans une fraction qui passe à travers les filtres à 1 µm. On dispose, avec les membranes 0.22 µm, d'un moyen de le concentrer. La persistance du phénomène en petits volumes permet d'envisager des expérimentations plus nombreuses. La permanence de cet élément aux diverses périodes testées, permet d'avancer que le facteur a un cycle saisonnier peu marqué, ou qu'il est potentialisé par les conditions d'élevage qui sont identiques au cours de l'année.

La comparaison des compositions chimiques des eaux des deux origines fait apparaître quelques différences (NH_4, NO_2, COT). Les valeurs d'NH_4 et NO_2 plus élevées dans le vivier pourraient résulter du confinement de l'eau et d'un processus plus important de reminéralisation de la matière organique. L'écart estival du carbone organique total (COT) est significatif en été, mais on ne dispose pas d'assez de données en hiver pour l'affirmer statistiquement. Par contre, ces valeurs sont élevées puisqu'elles représentent en hiver et en été,respectivement 2 fois et 5-7 fois, l'apport journalier de carbone du phytoplancton de culture. (La contribution de la nourriture serait de 360 µg carbone/l/jour). Cependant, elles résultent probablement de la contribution du chloramphenicol (8 mg/l). Enfin, en juin, les acides gras caractéristiques des bactéries (branchés en 18-1 ω7) sont plus abondants dans l'eau (V) que dans l'eau (E) ce qui confirme certains des résultats de l'analyse bactériologique.

Les différences de dénombrements bactériens par épifluorescence pourraient constituer un facteur explicatif. Cependant, si ces différences sont nettes pour les eaux non traitées, elles disparaissent dans 3 cas sur 7 pour les eaux filtrées et peuvent s'atténuer au cours de l'élevage. Enfin, les résultats obtenus en hiver ont montré une grande similitude des deux eaux, qu'elles soient traitées ou non. Les volumes cellulaires des bactéries étant très proches dans les deux cas, les plus fortes biomasses correspondent donc aux fortes abondances. Le léger accroissement en volume des bactéries observé en fin de cycle d'élevage compense en biomasse la légère diminution observée en nombre. Après 48 h, l'augmentation du nombre des bactéries hétérotrophes marines viables peut résulter, soit de la prolifération de souches résistantes, sélectionnées par l'antibiotique et provenant de l'eau d'élevage ou des algues, soit plus simplement de la contribution des bactéries des algues et des larves dont l'apport a été estimé à 10^4 cellules ml^{-1} en concentration finale. Le nombre de germes vibrioïdes diminue grâce à l'effet du chloramphénicol ou du système biologique larves + algues. Par contre, l'antibiotique n'affecte pas le nombre total de cellules bactériennes comptées en épifluorescence qui peuvent donc constituer une biomasse disponible de l'ordre de 10 % de celle du phytoplancton.

Le nombre de cellules chlorophylliennes est faible devant la quantité d'algues apportées aux élevages. L'absence d'incorporation de ^{14}C tendrait à montrer qu'elles ne sont pas spécialement productives, la différence de 30 % observée en nombre ne pourrait expliquer le phénomène que si les algues apportent un élément essentiel à l'élevage ou sont hétérotrophes. La productivité ^{14}C de ces fractions sera à contrôler à nouveau car leur faible nombre pose des problèmes de sensibilité pour détecter le ^{14}C incorporé. La charge particulaire qui paraît plus importante dans l'eau (V) constitue une différence marquante (planche 1), la microscopie à balayage a permis de constater que ces particules n'ont en général pas de forme identifiable, il sera nécessaire d'en préciser la nature chimique et la capacité des larves à les ingérer. Elle s'accompagne de la présence d'assez nombreuses formes à flagelles, inexistantes dans l'eau (E) et dont on ne connait pas la nature (végétale ? degré d'hétérotrophie ?). Il ne semble pas que l'incubation de l'eau pendant 48 h dans l'écloserie, avec ou sans milieu de culture des algues, modifie sensiblement la nature et la densité de ces formes flagellées. Le vieillissement de l'eau se traduit par contre, par l'apparition de grandes bactéries libres pour l'eau (V) ou en amas pour l'eau (E) ayant reçu du milieu de culture (planche 1). Ces bactéries pourraient correspondre à une fraction active de peuplement telle que celles dénombrées sur le milieu 2216 E, et dont la diversité métabolique s'est considérablement réduite pendant le cycle d'élevage, vraisemblablement sous la pression sélective du chloramphénicol. Elles pourraient expliquer la reprise d'activité hétérotrophe à 48 heures (thymidine tritiée).

La différence de productivité hétérotrophe, au temps zéro en présence d'antibiotiques, est importante, d'autant que le taux d'incorporation est de 3 à 5 fois celui mesuré par "FUHRMAN et AZAM (1982)" pour une eau oligotrophe. Il n'est pas encore possible de savoir si cette activité résulte de bactéries ou des organismes flagellés observés. L'autoradiographie devrait permettre de répondre à cette question.

Les différences de nombres de bactéries ou de flagellés associées à un taux élevé de productivité hétérotrophe ainsi que la charge particulaire de l'eau (V) constituent des pistes possibles pour l'identification d'un facteur de croissance qui ne serait pas forcément observable directement en épifluorescence. Par contre, l'activité hétérotrophe enregistrée après 48 heures en présence d'un milieu de culture des algues, ne peut être un facteur explicatif puisque l'eau (V) et (E) sont identiques pour cette observation. Dans le cas des bactéries dont les densités sont voisines, il faudrait envisager des différences qualitatives sensible entre les deux peuplements, différences se traduisant au niveau de la valeur nutritionnelle ou de la production pour certaines d'entre elles, de facteurs de croissance.

Le vieillissement de l'eau dans les conditions étudiées (c'est-à-dire sans larves) ne semble potentialiser qu'une production de grandes bactéries peu diversifiées. D'autres expériences comportant aussi des larves devront compléter cet aspect.

L'observation de l'ingestion de petites fractions algales, prouve la capacité des larves à capter des classes de taille < 2 µm. Le faible nombre de cellules algales observées dans l'appareil digestif, associé à une productivité apparemment normale de ces fractions, ne pourrait être un facteur explicatif que si ces algues étaient hétérotrophes ou contenaient un élément qualitativement important pour la croissance. Deux restrictions demeurent :

1 - Vérifier la valeur de la productivité de ces fractions

2 - Leur digestion pourrait être très rapide expliquant le faible nombre de cellules observées à la fois dans le tractus digestif.

L'activité plus grande des enzymes digestives des larves issues de l'eau (V) est reproductible pour l'amylase. Cela suggère l'existence d'une différence dans la quantité d'amidon ingérée. La plus forte activité des trois enzymes en juin et en fin d'expérience, l'absence d'activité détectable à J2 et J9 appellent d'autres expériences pour interpréter ces résultats, à savoir, mise à jeûn et suivi de la réponse enzymatique par un excès ou par absence de substrat "SAMAIN et al. 1986".

Les résultats préliminaires ne permettent pas de savoir pour l'instant si l'effet résulte d'une activation de la vitesse d'ingestion. L'hypothèse d'une fraction particulaire potentialisée par les conditions d'élevage paraît peu probable. Le facteur tirerait son origine du vivier et serait plutôt particulaire et/ou de nature hétérotrophe. La possibilité de le concentrer sur filtre à 0.22 µm et de travailler au petits volumes permet d'envisager la multiplication de tests pour investiguer cette question.

REMERCIEMENTS

Ce travail a pu être réalisé grâce à l'efficacité de l'équipe de l'écloserie d'Argenton : M. HUITRIC, M. MAZURET et P. MINER.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AMINOT, A., et CHAUSSEPIED, M., 1983. Manuel d'analyses chimiques en milieu marin CNEXO (COB). Brest, France : 395 pp.

BABINCHAK, J., et UKELESS, R., 1979. Epifluorescence microscopy, a technique for the study of feeding. in Crassostrea virginica veliger larvae. Mar. Biol., 51 : 69-76.

BLIGH, E.G., et DYER, W.J., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Canadian Journal of Biochemistry and Physiology. 37 (8), 911 -917.

BUESTEL, D., COCHARD, J.C., DAO, J.C., et GERARD, A., 1982. Production artificielle de naissain de coquilles Saint-Jacques Pecten maximus (L) : Premiers résultats en rade de Brest. Vie Marine, 4 : 24-28.

DUBOIS, M., GILLES, K.A., HAMILTON, J.K., REBERS, P.A., et SMITH, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical chemistry, 28 : 350-356.

FRY, J.C, et DAVIES, A.R., 1984. An assessment of methods for measuring volumes of planktonic bacteria, with particular reference to television image analysis. Journal of Applied Bacteriology 57,000-000.

FUHRMAN, J.A., et AZAM, F., 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters : Evaluation and field results. Mar. Biol. 66 : 109-120.

GRUFFYDD, Ll., et BEAUMONT, A.R., 1970 : Determination of the optimum concentration of eggs and spermatozoa for the production of normal larvae in Pecten maximus (Mollusca, Lamellibranchia). Helgoländer wiss. Meeresunters, 20 : 486-497.

HARRIS, R.P., SAMAIN, J.F., MOAL, J., MARTIN-JEZEQUEL, V., et POULET, S.A., 1986. Effects of algal diet on digestive enzyme activity in Calanus helgolandicus. Marine Biology, 90 : 353-361 pp.

HOBBIE, J.E., DALEY, R.J. et ASPERS, J., 1977. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. Environmental microbiology, vol. 33, n° 5 : 1225-1228.

KOROLEFF, F., 1969. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. Int. Con. Explor. Sea. C.M., 1969/C : 9 : 4 p.

KOBAYASHI, T., ENOMOTO, R., SAKAZAKI, R., et KUWAHARA S., 1963. A new selective isolation medium for pathogenic vibrios : TCBS agar. Jap. J. Bact. 18 : 387-391.

LE PENNEC, M., et PRIEUR, D., 1977. Developpement larvaire de Mytilus edulis (L.) en présence d'antibiotiques. Première partie : détermination des concentrations actives non toxiques de quatre antibiotiques Aureomycine, erythromycine, chloramphenicol et sulfamerazine. Rev. Intern. Oceanogr. Méd, 28 : 167-179.

LUCAS, A., et RANGEL, C.O., 1981. Vitesse d'ingestion et de digestion du phytoplancton observés au microscope à épifluorescence chez les larves de Mytilus edulis (L.) (Bivalvia, Mollusca) Haliotis, 11 : 171-180.

MANAGAU, L.M., et MADEC, C.L., 1985. Dosage par HPLC des acides aminés présents dans le milieu marin. Oceanis 11 (5) : 383-97.

MARTY, Y., 1976. Méthode de dosage des acides gras libres dissous dans l'eau de mer. Application à l'étude de leurs variations dans les eaux de la rade de Brest. Thèse 3ème cycle. Université de Bretagne Occidentale. BREST.

MENZEL, D.W., et VACARO, R.F., 1964. The measurement of dissolved and particulate carbon in seawater. Limmol. Oceanogr. 9 : 138-142.

OPPENHEIMER et ZOBELL, C.E., 1952. The growth and viability of sixty three species of marine bacteria as influenced by hydrostatic pressure. J.Mar. Res, 11 : 10-18.

SAMAIN, J.F., et DANIEL, J.Y. et LE COZ, J.R., 1977. Trypsine, amylase et protéines du zooplancton : dosage automatique et manuel. J. Exp. Mar. Biol. Ecol, 29 : 279.289.

SAMAIN, J.F., WILLIAMS, R., et MOAL, J., 1986. Response of the digestive enzymes of copepods to starvation. Marine Biology, sous presse.

TREGUER, P., et LE CORRE, P., 1975. Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'autoanalyseur II Technicon) 2ème édition. Université de Bretagne Occidentale.

YENTSCH, C.S., et MENZEL, D.W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. Deep Sea Res. Part. A., 10 : 221-31.

HALIOTIS, 16 (1987) : 383 - 391

CROISSANCE DES LARVES DE *CRASSOSTREA GIGAS* ET DE *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* EN PRESENCE D'ALGUES MONOCELLULAIRES ISOLEES DU TRACTUS DIGESTIF DES VELIGERES DU MILIEU NATUREL

par

Edouard HIS et René ROBERT

I.F.R.E.MER, 33120 Arcachon (Fance)

ABSTRACT : THE GROWTH OF *CRASSOSTREA GIGAS* AND *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LARVAE IN RELATION TO UNICELLULAR MARINE ALGAE ISOLATED FROM THE GUT OF FIELD VELIGERS

Nine marine algae were isolated from the gut of field *Crassostrea gigas* veligers (HIS et *al*., 1985). Batch cultures of *Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris* , *Chlamidomonas bullosa* and *Tetraselmis tetrathele* were maintained under controlled conditions. The food value of these species on *Crassostrea gigas* and *Mytilus galloprovincialis* larvae was investigated. Poor growths were observed with the first three species. Only *Tetraselmis tetrathele* allowed the larval development of *Crassostrea gigas* larvae.

RESUME : La récolte des véligères de *Crassostrea gigas* du milieu naturel et la technique des broyats (HIS et *al*., 1985) ont permis l'obtention en cultures monospécifiques de neuf algues captées par les larves. Quatre d'entre elles ont pu être produites en masse : *Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris*, *Chlamidomonas bullosa* et *Tetraselmis Tetrathele* Leur qualité alimentaire a été testée par la méthode des croissances comparées, à l'aide de véligères de *Crassostrea gigas* et de *Mytilus galloprovincialis*. Bien que régulièrement présentes dans les broyats, donc captées par les larves, les trois premières donnent des résultats médiocres. Seule *Tetraselmis tetrathele* possède une bonne qualité nutritionnelle pour les véligères de *Crassostrea gigas*.

Mots clés : Larves, nutrition, *Crassostrea gigas*, *Mytilus galloprovincialis*, algues unicellulaires marines, *Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris*, *Chlamydomonas bullosa* , *Tetraselmis tetrathele*.

Key words : Larvae, feeding, *Crassostrea gigas*, *Mytilus galloprovincialis*, unicellular marine, algae, *Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris* , *Chlamidomonas bullosa*, *Tetraselmis tetrathele*.

INTRODUCTION

Depuis les premières expériences de COLE (1937), l'utilisation en milieu contrôlé des algues unicellulaires par les larves de bivalves a donné lieu à de nombreuses recherches. Sur une cinquantaine d'espèces testées, une dizaine seulement est couramment utilisée avec succès en écloserie (CHRETIENNOT-DINET et *al*., 1986) sans que l'on sache à priori si celles-ci interviennent dans la nutrition des véligères. *in situ*. Ainsi, *Isochrysis galbana* , algue de très bonne qualité, n'est que très exceptionnellement présente dans le milieu naturel (CHRETIENNOT-DINET, communication personnelle). *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* également excellente, est vraisemblablement une espèce induite de culture (TAKANO, 1968); à l'inverse, *Phaeodactylum tricornutum* , très fréquente en milieu côtier, est considérée comme une espèce de qualité médiocre.

La nutrition des larves de bivalves en milieu naturel est donc mal connue actuellement. Une approche de ce problème a été tentée par l'isolement d'algues contenues dans le tractus digestif des véligères de *Crasssotrea gigas* du milieu naturel, selon la méthode des broyats larvaires ensemencés (HIS et *al.*, 1985). Les espèces nanoplanctoniques obtenues correspondent à une partie de la ration ingérée, dont il convient de vérifier les qualités nutritionnelles. La valeur de quatre souches ,*Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris*, *Chlamydomonas bullosa* et *Tetraselmis tetrathele* a donc été étudiée par la méthode des croissances comparées, à l'aide de véligères de *Crassostrea gigas* et de *Mytilus galloprovincialis*.

MATERIEL ET METHODE

1. Isolement et mise en culture des algues

Des véligères sont prélevées dans le milieu naturel. Tamisages différentiels et lavages à l'eau de mer filtrée à 0.2µm et autoclavée, permettent au laboratoire d'isoler les larves de *Crassostrea gigas*. Après broyage au potter de Thomas et filtration sur membrane de 8µm, l'extrait larvaire est inoculé dans des tubes stériles contenant du milieu de Erd-Schreiber et de l'eau de mer filtrée à 0.2µm. Les tubes sont placés en salle de culture sous éclairage permanent à la température de 20±1°C. Dilutions et étalements sur gélose enrichie permettent l'obtention de souches monospécifiques. Leur culture est réalisée selon la méthode des volumes croissants (LAING et HEPPER, 1983) sur milieu de Erd-Schreiber ou milieu de Conway (WALNE, 1966). Le milieu de Sueoka (1960) modifié (adjonction d'extrait de terre et salinité de 27‰) est utilisé pour *C. bullosa*.

Dans tous les cas, la production en masse dans des ballons de six litres, est réalisée sous éclairage permanent à 20±1°C, avec bullage par air comprimé stérile. La densité des cultures est contrôlée au compteur de particules modèle ZB-ZBI.

2. Les élevages larvaires

Les géniteurs sont conditionnés en circuit fermé, les pontes sont induites par chocs thermiques et action d'une suspension de gamètes en eau de mer. Les élevages, en double exemplaire, sont effectués dans des béchers stériles contenant deux litres d'eau de mer filtrée à 0.2µm, à la température de 24±1°C. Vingt quatre heures après les fécondations chez *C.gigas* et 48 heures chez *M.galloprovincialis*, les larves D obtenues sont réparties à raison de 8 000. l^{-1}; puis l'eau de mer est changée tous les deux jours. Les observations réalisées à chaque changement d'eau portent sur le pourcentage de mortalités (sur 200 larves par élevage); la croissance est étudiée par mensuration de 50 véligères par élevage, à 1.5µm près, sur clichés photographiques. Les moyennes sont calculées avec intervalle de confiance au seuil de sécurité de 95%. Enfin les larves sont alimentées quotidiennement selon des modalités qui seront précisées pour les différentes expériences, à l'aide de cultures en phase exponentielle de croissance.

3. Les différentes rations alimentaires testées

Quatre expériences ont été réalisées : les trois premières à l'aide de véligères de *C.gigas*, la dernière avec celles de *M.galloprovincialis*.

Experience n° 1 (alimentation monospécifique)

Les larves D âgées de 24 heures reçoivent soit *Nannochloris atomus* soit *Stichococcus bacillaris* à raison de 50, 100, 200, 500 et 1 000 cellules μl^{-1} d'élevage. Les témoins sont alimentés à l'aide de 100 cellules.μl^{-1} d'*Isochrysis galbana*. Les observations ont été poursuivies pendant neuf jours.

Expérience n° 2 (alimentation monospécifique et plurispécifique)

Elle comporte cinq types d'élevages différents (larves D de 24 heures), les témoins (100 cellules.μl^{-1} de *Chaetoceros calcitrans*), puis *N.atomus* et *C.bullosa* qui ont été testées soit seules (100 cellules.μl^{-1}), soit en association avec *C.Calcitrans* (50 cellules.μl^{-1} de chaque algue).

Les observations ont été poursuivies pendant dix jours.

Expérience n° 3

Des larves unbonées de *C.gigas* âgées de 11 jours sont nourries selon la ration alimentaire de HELM et MILLICAN (1977) : 3.3 cellules.μl^{-1} de *Tetraselmis suecica*, 33 cellules.μl^{-1} de *C.calcitrans* et 33 cellules.μl^{-1} d'*I.galbana*. Comparativement, l'algue testée *T.tetrathele* est substituée dans ce mélange à *T.suecica*. Les larves sont âgées de 22 jours en fin d'observations.

Expérience n° 4

Des larves de *Mytilus galloprovincialis* ont reçu :

- Expérience 4A : une nourriture monospécifique afin de comparer la valeur d'*I.galbana* , de *C.calcitrans*, de *N.atomus*, de *S.bacillaris* et de *C.bullosa* (100 cellules.μl^{-1}).

- Expérience 4B : une nourriture plurispécifique; en présence de 50 cellules.μl^{-1} de *C.calcitrans*, les élevages recevaient 50 cellules. μl^{-1} d' *I. galbana* témoins) ou 50 cellules.μl^{-1} des trois algues testées, *N.atomus* , *S.bacillaris* , *C.bullosa*.

Les expériences ont été poursuivies pendant neuf jours (4A) ou onze jours (4B).

RESULTATS

1. Croissance des algues isolées

Nannochloris atomus (BUTCHER, 1952), est une chlorophycée pour laquelle des concentrations cellulaires très élevées de 10^8 cellules.ml^{-1} ont été obtenues en quinze jours. Les cellules ont un diamètre compris entre 1.5µm et 2.5µm.

Stichococcus bacillaris(NÄGELI, 1849) est une chlorophycée de 3 à 4µm. Les mêmes concentrations que précédemment sont atteintes en un mois.

Chlamydomonas bullosa (BUTCHER, 1959) est une chlorophycée de 6 à 20µm de diamètre; les formes mobiles ont une taille de 6 à 14µm et les kystes plus volumineux sont supérieurs à 15µm. La croissance est lente, les concentrations, n'atteignant que 5.10^6 cellules.ml^{-1}, sont obtenues en un mois.

Tetraselmis tetrathele (BUTCHER, 1959) est une prasinophycée de 10 à 16µm de

long sur 8 à 11µm de large; elle est légèrement plus volumineuse que *T. suecica*. Des concentrations de 6.10^6 cellules.ml^{-1} sont obtenues en 15 jours.

2. Croissances larvaires en fonction des algues fournies

Expérience n°1 :

Mis à part dans les élevages témoins (0%) les mortalités varient de 10% le deuxième jour (1 000 cellules.μl^{-1}) à 50%; puis le onzième jour, toutes les véligères sont mortes.

Les larves maintenues à jeun ou recevant les algues testées présentent une croissance de 10µm seulement (tabl. 1, fig. 1); pourtant, l'ingestion de la nourriture a été observée au microscope à épifluorescence.

ALIMENTATION / TEMPS APRES FECONDATION (en jours)	A JEUN	NANNO				STICHO			
		50	100	200	500	50	100	200	500
J1					59. 53	†	0,46		
J3	68,25 ±0,59	70,51 ±0,53	71,31 ±0,80	70,35 ±0,67	71,75 ±0,60	73,78 ±0,87	74,26 ±0,63	72,93 ±0,60	70,20 ±0,70
J5	71,05 ±0,63	69,24 ±0,66	69,49 ±0,73	69,21 ±0,46	67,62 ±0,48	73,29 ±0,71	72,09 ±0,79	72,42 ±0,59	69,90 ±0,40
J7	*	70,35 ±0,83	70,12 ±0,53	70,57 ±0,60	70,74 ±0,59	74,31 ±0,93	74,51 ±0,72	74,00 ±0,69	73,16 ±0.48

Tableau 1 : hauteurs moyennes exprimées en µm, au seuil de sécurité de 95% des larves D de *C. gigas* sous différents régimes alimentaires. NANNO 50, 100, 200 et 500 : élevages recevant respectivement 50, 100, 200 et 500 cellules.μl^{-1} d'élevage de *N. atomus*. STICHO 50,100, 200 et 500 : élevages recevant respectivement 50, 100, 200 et 500 cellules.μl^{-1} d'élevage de *S. bacillaris*.
* : arrêt des élevages.

Expérience n° 2 :

Toutes les larves ont été décimées en six jours avec *C. bullosa* tandis que 85% d'entré elles résistent quand *C. calcitrans* lui est adjointe. De même, 25% des véligères sont mortes en dix jours avec *N. atomus* mais comme dans les élevages témoins, toutes survivent quand la diatomée est présente pour moitié dans le régime alimentaire.

La croissance est médiocre avec *C. bullosa* même en présence de *C. calcitrans* (fig. 2), nettement inférieure à celle que permet la diatomée seule. La hauteur moyenne augmente légèrement en présence de *N. atomus* du premier au quatrième jour, et en présence de *C. calcitrans* le résultat obtenu est voisin de celui des élevages témoins.

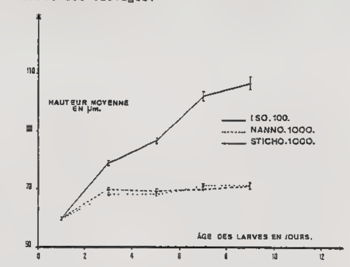


Figure 1 : Croissance de jeunes véligères de *C. gigas* alimentées à l'aide d'*I. galbana* (100 cellules.μl^{-1}), *N. atomus* (1 000 cellules.μl^{-1}) et *S. bacillaris* (1 000 cellules.μl^{-1}).

Expérience n° 3 ·

Les élevages se déroulent normalement (0% de mortalités). *T. tetrathele* permet d'obtenir une croissance meilleure (13ème jour) ou voisine de celle des élevages témoins (fig. 3).

Expérience n° 4 A :

A l'exception des témoins, tous les élevages sont décimés : 26%, 45% et 57% de mortalités respectivement avec *N. atomus* , *C. bullosa* et *S. bacillaris*. Une légère croissance s'observe la première semaine, mais les stades umbonés ne sont pas atteints; la hauteur moyenne augmente encore légèrement jusqu'au neuvième jour avec *C. bullosa* avant que les mortalités interviennent (fig. 4). Il faut noter que *C. calcitrans* utilisée seule ne donne pas de meilleurs résultats que les algues testées.

Expérience 4 B :

Les mortalités sont inférieures ou égales à 5%; la croissance en présence de *C. calcitrans* (fig. 5) n'est pas négligeable : 45% de celle des témoins, mais seulement 20% des véligères sont umbonées en fin d'observations.

DISCUSSION

L'utilisation des seules *N. atomus*, *C. bullosa* et *S. bacillaris* ne permet d'observer qu'une faible croissance des véligères de *C. gigas* pendant

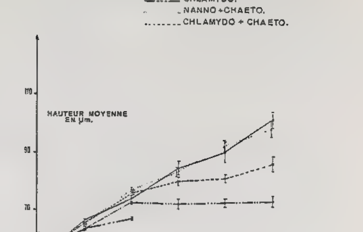


Figure 2 : Croissance de jeunes véligères de *C. gigas* alimentées à l'aide de *C. calcitrans*, *N. atomus* et *C. bullosa* . CHAETO : 100 cellules.μl^{-1} d'élevage de *C. calcitrans*; NANNO : 100 cellules.μl^{-1} de *N. atomus*; CHLAMYDO : 100 cellules.μl^{-1} de *C. bullosa*; NANNO + CHAETO : 50 cellules.μl^{-1} de *N. atomus* et 50 cellules.μl^{-1} de *C. calcitrans*; CHLAMYDO + CHAETO : 50 cellules de *C. bullosa* et 50 cellules de *C. calcitrans* par µl d'élevage.

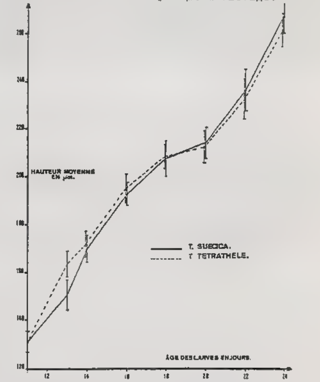


Figure 3 : Croissance de véligères umbonées de *C. gigas* alimentées à l'aide d'*I. galbana* (33 cellules μl^{-1}), de *C. calcitrans* (33 cellules.μl^{-1}) et soit de *T. suecica* ou *T. tetrathele* (3.3 cellules.μl^{-1}).

les trois premiers jours de la vie pélagique; cependant cette même croissance se produit dans les élevages maintenus à jeun; des mortalités sévères interviennent en une semaine. Avec ces mêmes algues une faible croissance est observée pendant sept jours chez *Mytilus galloprovincialis*, puis les mortalités se manifestent.

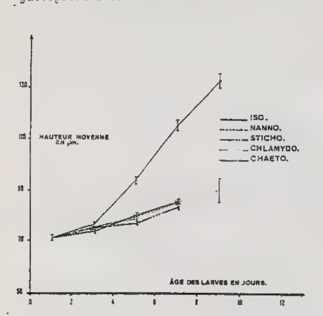


Figure 4 : Croissance de jeunes véligères de *Mytilus galloprovincialis* alimentées à l'aide d'*I.galbana* (ISO), de *N. atomus* (NANNO), de *S.bacillaris* (STICHO), de *C.bullosa* (CHLAMYDO) et de *C.calcitrans* (CHAETO). Alimentation monospécifique sur la base de 100 cellules.μl^{-1}.

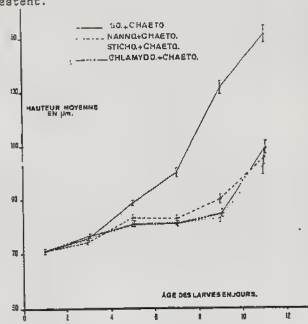


Figure 5 : Croissance de jeunes véligères de *Mytilus galloprovincialis* alimentées à l'aide des mélanges suivants (100 cellules.μl^{-1}) : *I.galbana* + *C.calcitrans* (ISO + CHAETO), *N.atomus* + *C.calcitrans* (NANNO + CHAETO), *C.bacillaris* + *C.calcitrans* (STICHO + CHAETO), *C.bullosa* + *C.calcitrans* (CHLAMYDO + CHAETO).

Pour ces deux bivalves, l'adjonction de la diatomée *C.calcitrans* améliore la croissance larvaire, mais chez *C.gigas* les performances ne sont pas supérieures à celles que donne la seule diatomée chez la moule, pour cette espèce, la croissance est améliorée, sans atteindre les valeurs obtenues avec le mélange *C.calcitrans* et *I. galbana*.

Par contre, *T.tetrathele* peut remplacer *T.suecica* pour l'alimentation des larves umbonées de *C.gigas* : elle présente une bonne valeur alimentaire.

De nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de la qualité des algues monocellulaires pour alimenter les véligères de bivalves d'intérêt commercial. Des concentrations relativement élevées de *N.atomus* donnent de bons résultats avec les larves d'*Ostrea edulis* (80 à 100 cellules.μl^{-1}), et avec le naissain (500 cellules.μl^{-1}); par contre cette dernière concentration ne permet pas la croissance des juvéniles de *Mercenaria mercenaria* (WALNE, 1956 et 1970). De même, les croissances obtenues chez les larves âgées de *C.gigas* avec *N.atomus* et *T.suecica* sont du même ordre (MILLICAN et HELM, 1973) et un bon développement est observé chez *M.edulis* quand ces algues sont en phase exponentielle de croissance (BAYNE, 1965).

Nos résultats ne sont pas en accord avec les précédents puisque la croissance chez *M.galloprovincialis* est peu importante avec les cultures situées en phase exponentielle.

Stichococcus bacillaris ne semble jamais avoir été utilisée pour les élevages larvaires; *Stichococcus sp.* donne de très mauvais résultats chez *Crassostrea virginica* et *Mercenaria mercenaria*, l'espèce serait toxique (DAVIS et GUILLARD, 1958). Des croissances larvaires médiocres ont été obtenues au cours de nos essais sans que l'on puisse attribuer une toxicité à cette algue; des mortalités de 60% sont observées chez la moule, mais elles tombent à 5% en présence de *C.calcitrans*. De plus les véligères de *C.gigas* recevant 1 000 cellules. l^{-1} survivent pendant plusieurs jours.

Il ne semble pas exister de données en ce qui concerne *Chlamydomonas bullosa*. La croissance de véligères de *C.virginica* alimentées à l'aide de *Chlamydomonas sp.* est inférieure à celle des larves maintenues à jeun alors qu'un développement est obtenu chez *M.mercenaria*; cependant 50% seulement des larves semblent utiliser l'algue (DAVIS et GUILLARD, 1958). Un mélange d'algues, où *Chlamydomonas sp.* domine fortement, permet un bon développement larvaire chez *M. edulis*(HIRANO et OSHIMA, 1963). Dans le milieu naturel, ce genre est abondamment brouté, de la larve D à la pédivéligère (MACKIE, 1969) et semble intervenir dans le bon déroulement de la vie pélagique de *C.gigas* (SELIGER et *al.*, 1982).

Par contre *T.tetrathele* permet une bonne croissance chez des larves umbonées de *C.gigas*; ces données rejoignent celles de COLE (1937) et de WALNE (1970).

Malgré la faible valeur alimentaire de *N.atomus* et de *S.bacillaris* il n'en est pas moins vrai que ces algues ont été isolées des véligères, donc prélevées par elles dans le milieu naturel. Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées :

- les algues sont captées par les larves mais ne sont pas ingérées,
- ou elles sont bien ingérées, mais non digérées et évacuées avec les fécés,
- ou elles sont ingérées et digérées mais leur qualité alimentaire n'est pas suffisante.

Pourtant ces deux espèces ont permis la croissance et la reproduction de trois copépodes, en alimentation monospécifique : *Euterpina acutifrons* , *Tisbe furcata* et *Amphioscus sp.* (SAUTOUR, 1986, communication personnelle). Des observations complémentaires sont donc nécessaires afin d'étudier le broutage par la technique d'éclaircissement du milieu d'une part et la digestibilité d'autre part en microscopie à épifluorescence (LUCAS et RANGEL, 1981).

Enfin les expériences méritent d'être poursuivies avec *C.bullosa*; outre les données précédemment citées de MACKIE (1969) et de SELIGER et *al.* (1982), cette algue a été systématiquement présente dans les broyats de larves effectués tous les ans depuis 1983, en période de reproduction de *C.gigas*; à titre d'exemple, en 1985, sur 132 tubes ensemencés, elle était présente dans 80% des cas.

Remerciements : la détermination des algues monocellulaires a été réalisée par le Dr. M.J. CHRETIENNOT-DINET, CREMA L'Houmeau que nous remercions.

BAYNE, B.L., 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia*, 2 : 1-47.

CHRETIENNOT-DINET, M.J., ROBERT, R., et HIS, E., 1986. Utilisation des "algues fourrages" en aquaculture. *Année Biologique*, 25 (2) : 97-119.

COLE, H.A., 1937. Experiments in the breeding of oysters *Ostrea edulis* in tanks, with special reference to the food of the larvae and spat. Min. Agric. Fish. *Fish. Invest. London*, Ser. II, 15 : 1-24.

DAVIS, H.C., et GUILLARD, R.R., 1958. Relative value of ten genera of micro-organisms as foods for oysters and clam larvae. *U.S. Fish. Wild. Serv. Fish. Bull.*, 58 : 293 -304.

HELM, M.M., et MILLICAN, P.F., 1977. Experiments in the hatchery of Pacific oyster larvae *(Crassostrea gigas* Thunberg*)*, Aquaculture, 11 : 1-12.

HIRANO, R., et OSHIMA, Y., 1963. On the rearing of larvae of marine animals with special reference to their food organisms. *Bull. J.S.S.F.*, 29 : 282-292.

HIS, E., et ROBERT, R., 1982. Le danger des traitements par le sulfate de cuivre en zone conchylicole : toxicité vis-à-vis des oeufs et des jeunes larves de *Crassos - trea gigas*. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 45 (2) : 117-125.

HIS, E., ROBERT, R., et CHRETIENNOT-DINET, M.J., 1985. Nouvelle méthode pour étudier la nutrition de jeunes larves de *C.gigas* en milieu naturel. Premières données expérimentales. *C.R. Acad. Sc.Paris, t 300, Série III*, n° 8 : 319 -321.

LAING, I., et HEPPER, B.T., 1983. A simple method for the production of marine algae in polyethylene bags. *Fisheries Notice*, 73 : 1-11.

LUCAS, A., et RANGER, C., 1981. Vitesses d'ingestion et de digestion du phytoplancton observées au microscope à épifluorescence chez les larves de *Mytilus edulis* (L) (Bivalvia, Mollusca). *Haliotis*, 11 : 171 -180.

MACKIE, G., 1959. Quantitative studies of feeding in the oyster *Crassostrea virginica*. *Proc. Nat. Shellfish Assn.* 59 : 6 -7.

MILLICAN, P.F., et HELM, M.M., 1973. Preliminary observations on the culture requirements of the larvae of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. *ICES CM* 1973/K : 33 1-10.

NAGELI, C., 1849. Gettungen einzelliger algen. *Neue Denkschr. allgem. Schweiz. Ges. Naturwiss*. 10 : 1-139.

ROBERT, R., HIS, E., et MAURER, D., 1982. L'unité d'écophysiologie et de molysmologie larvaire des bivalves d'intérêt commercial du laboratoire I.S.T.P.M. d'Arcachon. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 45 (3) : 197-209.

SELIGER, H.H., BOGGS, J.A., RIVKIN, R.B., BIGGLEY, W.H., et ASPDEN, K.R.H., 1982. The transport of oyster larvae in an estuary. *Marine Biology*. 71 : 57-72.

SUEOKA, N., 1960. Mitotic replication of desoxyribonucleic acid in *Chlamydomonas reinhardi*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 46 : 83 -91.

TAKANO, I., 1968. On the diatom *Chaetoceros calcitrans* (Paulsen) and its dwarf form *pumilus* forma nov. Bull. Takai *Reg. Fish. Res. Lab.*, 55 : 1 -7.

WALNE, P.R., 1956. Experimental rearing of the larvae of *Ostrea edulis* L. in the laboratory. *Fish. Invest.*, London Serv. 2, 20 : 1 -23.

WALNE, P.R., 1966. Large Scale culture of larvae of *Ostrea edulis* L. *Fish. Invest.*, London Ser. 2, 25 (4) : 1 -53.

WALNE, P.R., 1970. Studies on the food value of nineteen genera of algae to juvenile bivalves of the genera *Ostrea, Crassostrea, Mercenaria* and *Mytilus*. *Fish. Invest.*, London, Ser. 2, 26 : 1-62.

HALIOTIS, 16 (1987) : 393 - 402

CROISSANCE ET SPECTRE DE TAILLE DE TROIS ALGUES EN CULTURES NON RENOUVELLEES, UTILISEES POUR LA NUTRITION DE LARVES DE BIVALVES EN ECLOSERIE.

par

René ROBERT, Edouard HIS

I.F.R.E.MER., 33120 Arcachon (France)

ABSTRACT : THE GROWTH AND THE SIZE FREQUENCY OF THREE MARINE UNICELLULAR ALGAE, IN BATCH CULTURES, USED AS FOOD FOR LARVAE OF BIVALVE MOLLUSCS

A channelyser was used in conjonction with a Coulter counter to determine size frequency distributions and growth phases of three marine unicellular algae, *Isochrysis galbana*, *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* and *Tetraselmis suecica*, over a 30 days period.

The exponential phase of growth lasts 11 days for the first two species and 13 days for the last one. *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* is the smallest algae with a mean cell diameter of 3.5 µm. *Isochrysis galbana*'s mean cell diameter is equal to 4.5µm. Its size increases during the stationary phase of growth. *Tetraselmis suecica*'s mean cell diameter is equal to 8µm. The same phenomena as described with *Isochrysis galbana* was equally observed.

RESUME :

Les différentes phases de croissance de trois algues unicellulaires marines utilisées en aquaculture, *Isochrysis galbana*, *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* et *tetraselmis suecica* ont été étudiées pendant 30 jours au moyen d'un compteur de particules sous des conditions de cultures contrôlées. Parallèlement, le spectre de taille des cellules a été déterminé avec analyseur C 1000.

La phase exponentielle de croissance est de 11 jours chez les deux premières espèces, de 13 chez la dernière. *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* est la plus petite avec une taille moyenne de 3.5µm. Son volume cellulaire est constant. La taille moyenne d'*Isochrysis galbana* est de 4.5µm. Une augmentation du volume cellulaire est observée en phase stationnaire. La taille modale de *Tetraselmis suecica* est de 8µm. Là encore, une augmentation du volume cellulaire apparaît en phase stationnaire.

Mots clés : algues unicellulaires, *Isochrysis galbana*, *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum*, *Tetraselmis suecica*, croissance, spectre de taille.

Key words : unicellular marine algae, *Isochrysis galbana*, *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum*, *Tetraselmis suecica*, growth, size frequency distribution.

INTRODUCTION

Une des difficultés rencontrées dans les écloseries de bivalves est la production en quantité suffisante d'algues servant à l'alimentation des larves. La taille cellulaire, la valeur nutritive et la facilité de production sont les trois principaux critères définissant la qualité d'une algue et permettant son utilisation en écloserie. Si de nombreuses études ont été consacrées à ces deux derniers (CHRETIENNOT-DINET et *al.*, 1986), les données concernant la taille sont fragmentaires. Or ce critère est important, puisque le faible

diamètre de la bouche et de l'oesophage des véligères, qui varie selon l'âge et l'espèce, empêche l'ingestion de particules d'un diamètre supérieur à 10µm (THORSON, 1950; FRITZ et *al.*, 1984).

Dans le contexte d'une écloserie, la taille des espèces nanoplanctoniques n'est pas toujours connue de façon précise. En particulier, peu de travaux ont été consacrés à l'étude de la distribution en taille des cellules et à son évolution au cours du temps. WILSON (1979) n'aborde ce problème que pendant la phase exponentielle de croissance. Les données d'ALFONSO et LEAL (1981) et de LEAL (1983) sont plus précises mais les observations n'ont été réalisées qu'en faibles volumes (250 ml), par mensuration au microscope optique de 120 cellules par échantillon.

Isochrysis galbana Parke, (Prymnesiophyceae), *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* (Paulsen) Takano, (Bacillariophyceae) et *Tetraselmis suecica* (Kylin) Butcher (Prasinophyceae) sont les trois espèces régulièrement produites dans notre laboratoire pour alimenter les élevages de larves de bivalves d'intérêt commercial : *Crassostrea gigas*, *Ostrea edulis*, *Mytilus galloprovencialis* (ROBERT et *al.*, 1982). Conformément aux indications de HELM et MILLICAN (1977), les deux premières sont apportées quotidiennement dès le premier stade (larve D). *Tetraselmis suecica*, plus volumineuse, n'est utilisée que lorsque les véligères atteignent la taille moyenne de 120µm (formes umbonées).

Pour des études d'écophysiologie larvaire, il nous paraissait important de définir avec précision les modalités d'évolution des trois algues de références afin de standardiser leur utilisation à des fins expérimentales, le facteur nutritionnel ne devant pas interférer avec les phénomènes biologiques étudiés par ailleurs (action d'un micropolluant ou action des facteurs physicochimiques du milieu).

Les différentes phases de croissance, dans des volumes de production d'*Isochrysis galbana*, de *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* et *Tetraselmis suecica*, ainsi que les spectres de tailles correspondants ont donc été recherchées.

MATERIELS ET METHODES

Les cellules d'*Isochrysis galbana* ont une forme elliptique, un peu tronquée à la partie antérieure et arrondie postérieurement. Elles possèdent deux flagelles égaux ou sub-égaux et un haptonème court. (CHRETIENNOT-DINET et *al.*, 1986) (fig. 1 et 2).

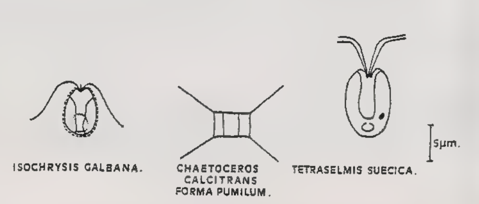


Figure 1 : Représentation schématique des trois algues fourrages (d'après CHRETIENNOT-DINET et *al.*, 1986).

Chaetoceros calcitrans forma *pumilum* est une espèce induite de culture. Les valves sont elliptiques et les soies sont fines, droites et courtes (CHRETIENNOT-DINET et *al.*, 1986) (fig. 1 et 2). Les cellules de *Tetraselmis suecica*, sont ovoïdes et comprimées latéralement. Leur base est arrondie et ne présente pas de torsion en vue dorsale. Le puits flagellaire est étroit, à deux lobes; quatre flagelles de même longueur ou un peu plus

court que la cellule y sont insérés (CHRETIENNOT-DINET et *al.*, 1986), (fig. 1 et 2).

Les souches utilisées dans cette étude sont monospécifiques mais non axéniques. L'entretien des cultures est assuré sur Erd-Schreiber (FØYN, 1934). La production en masse est effectuée selon la technique des volumes croissants (500 ml, 2l et 6l) (FLASSCH, 1978; LAING et HEPPER, 1983). Le milieu de Conway (WALNE, 1966) est utilisé, auquel on ajoute du métasilicate de sodium dans le cas des diatomés (LAING, 1979). Un abaissement de la salinité favorisant la productivité (LAING et UTTING, 1980), l'eau de mer servant à la confection des milieux, est d'abord ramenée à la valeur de 25‰ ± 1‰ par adjonction d'eau distillée.

Les algues sont maintenues en permanence sous une intensité lumineuse de 3 000 lux, en salle climatisée, à la température de 20°C ±1°C.

Seules les cultures en ballons (6l) sont agitées par bullage d'air comprimé, filtré à 2µm.

Tous les deux jours, 20 ml de culture environ sont prélevés stérilement dans chacun des ballons et dilués en eau de mer filtrée à 0.2µm. Les concentrations cellulaires sont alors mesurées au compteur de particules, équipé d'un tube à orifice de 100µm d'ouverture. Rappelons qu'en phase exponentielle, les algues se divisent dans un temps caractéristique appelé temps de division. Le développement de la population est de la forme ·

$N_1 = N_0 . e^{k_e t}$ où N_1 est le nombre de cellules au temps t_1, N_0 celui au temps t_0, k_e la constante de croissance et $t = t_1 - t_0$. Pour les cultures d'algues, il est usuel d'utiliser le logarithme de base 2, où : $k = \frac{3.32}{t_1 . t} . \log \frac{N_1}{N_0}$

(GUILLARD, 1979).

La distribution en taille des cellules est parallèlement observée à l'aide d'un analyseur C 1000 à 100 canaux, muni d'une table traçante. Les représentations graphiques sont réalisées à l'aide de deux mesures cumulatives par échantillon. Les volumes, minimum, moyen et maximum des populations nanoplanctoniques sont calculés par la formule suivante :

$V = A.I.K_v . (BCT + n.\frac{ww}{100})$.

A correspond à la valeur de l'atténuateur, affichée sur le compteur de particules, I est

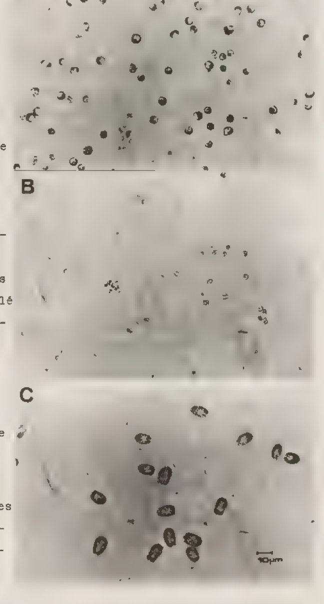


Figure 2 : Clichés photographiques (x400) d'*Isochrysis galbana* (A), de *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* (B) et de *Tetraselmis suecica* (C) en cultures non renouvelées.

celle du courant d'ouverture, Kν est la constante propre à l'appareil, BCT représente la valeur du seuil bas, ww est la largeur de la fenêtre d'analyse et n est le numéro du canal où l'on désire acquérir l'information. Le C 1000 permet d'obtenir une distribution en volume. Si l'on assimile chacune des cellules algales à une sphère, il est possible d'extrapoler la distribution en taille au moyen de la formule suivante : $D = \sqrt[3]{\frac{6.V.}{\Pi}}$ D représente le diamètre et V le volume cellulaire.

Pour chaque espèce, six cultures ont été suivies pendant une durée variant de 40 à 50 jours. Les valeurs obtenues ont permis l'établissement des courbes de croissance moyenne.

Pour chaque souche, la distribution en volume de la population était analysée tous les deux ou trois jours. Comme il nous semblait difficile d'établir une représentation graphique moyenne (peu de signification biologique et perte d'information), le spectre de taille présenté, pour chaque espèce, correspond à l'évolution d'une d'entre elles. Néanmoins les phénomènes décrits étaient similaires pour les six souches.

L'évolution de la salinité dans les ballons a été suivie par la méthode d'Harvey (STRICKLAND et PARSONS, 1972). Celle du Ph a été contrôlée à l'aide d'un Ph mètre LCD portatif.

RESULTATS

1. *Isochrysis galbana*

La croissance moyenne permet d'observer l'existence d'une brève phase de latence, 2 jours, une phase exponentielle de 11 jours et une phase stationnaire très importante de 36 jours (fig. 3). Si nous nous plaçons dans l'hypothèse où les divisions se font à intervalle régulier, donc dans la phase linéaire de la courbe de croissance exponentielle,

$$K = \frac{3.32}{13-2} \cdot \log \frac{16}{1.6} = 0.302$$

Quinze mesures effectuées sur le même échantillon ont permis de noter une bonne reproductibilité du spectre quel que soit l'âge de la souche.

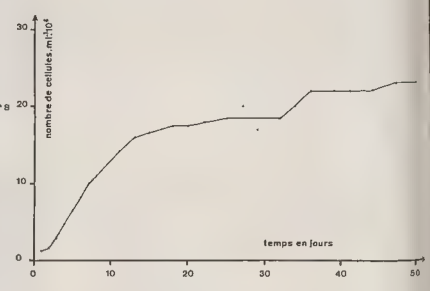


Figure 3 : Courbe de croissance moyenne de cultures d'*Isochrysis galbana* en ballon de 6l sur milieu de Conway.

L'analyse du volume cellulaire d'une même culture en fonction du temps permet de constater qu'il n'y a pas de changement notable du volume moyen de la population algale pendant les dix premiers jours, c'est à dire pendant la phase exponentielle de croissance (fig. 4). La distribution est unimodale, peu étendue, assimilable à une courbe de Gauss, malgré une légère dissymétrie. Le volume minimum est de 15µm³ (D ≈3µm), le volume moyen est de 40µm³ (D≈4.2µm) et le volume maximum de 100µm³ (D≈5.8µm).

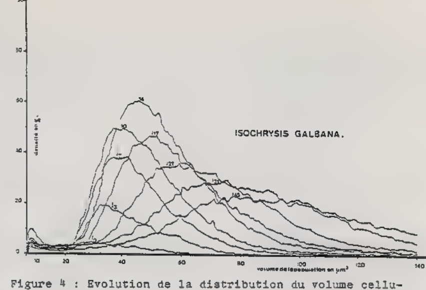


Figure 4 : Evolution de la distribution du volume cellulaire d'une population d'*Isochrysis galbana* dans le temps. (J_0 représente le jour de l'ensemencement de la culture, J_3 correspond au 3ème jour de la culture, J_7 au 7ème jour). Dilution 1/100ème.

A partir du quatorzième jour, (phase stationnaire), on observe un léger décalage du spectre vers les valeurs supérieures qui correspond à une augmentation du volume cellulaire. Ce phénomène s'accentue au cours du temps. De même la courbe de distribution s'étale. Ainsi après quarante cinq jours de culture, le volume minimum est de 25µm³ (D≈3.6µm), le volume moyen de 85µm³ (D≈5.5µm) et le volume maximum de 185µm³ (D≈7µm), (fig. 4).

Parallèlement la salinité du milieu augmente dans les ballons. Ainsi au septième, quatorzième, vingt et unième et quarante cinquième jour, celle ci est respectivement égale à 26‰, 29‰, 30‰ et 39.5‰. Le Ph, quant à lui, reste stable, 8.50 à 8.80.

2. *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum*

Il n'existe pas de phase de latence (fig. 5). On observe une phase exponentielle d'une durée de onze jours, une phase stationnaire de vingt jours, une phase de décroissance rapide. Le nombre de divisions par jour $K = \frac{3.32}{11-0} \log \frac{20}{1} = 0.393$.

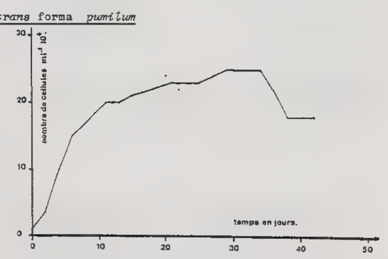


Figure 5 : Courbe de croissance moyenne de cultures de *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* en ballon de 6l sur milieu de Conway.

Une bonne reproductibilité du spectre a été observée chez cette espèce quel que soit l'âge de la culture.

Il n'y a pas de changement notable de la distribution en phase exponentielle ou stationnaire (fig. 6). La distribution, étendue, est unimodale. Le volume minimum est de 5µm³ (D≈2.1µm), le volume moyen de 23µm³ (D≈3.5µm) et le volume maximum de 70µm³ (D≈5.1µm).

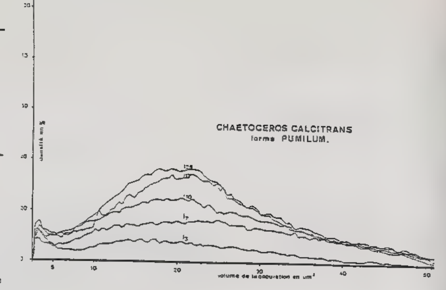


Figure 6 : Evolution de la distribution du volume cellulaire d'une population de *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* dans le temps. (Jx représente le Xème jour de culture). Dilution 1/100ème.

3. *Tetraselmis suecica*

Il existe une phase de latence bien marquée de trois jours, une phase exponentielle de treize jours et une phase stationnaire en dents de scie de vingt trois jours (fig. 6). La phase de décroissance n'est pas atteinte après trente neuf jours de culture. Le taux journalier de division $K = \frac{3.32}{16-3} \cdot \log \frac{26}{3.1} = 0.236$

Quinze mesures réalisées sur le même échantillon ont permis de constater une non reproductibilité du spectre. La distribution est identique au cours des cinq premières mesures, une augmentation du volume cellulaire lors des cinq lectures suivantes puis une diminution lors des cinq dernières sont observées. Le phénomène a été également constaté sur des échantillons formolés ou fixés au lugol. La salinité de l'eau de dilution n'intervient pas. Seules les deux premières mesures ont donc été prises en compte.

Il n'y a pas de changement notable de la distribution pendant les dix huit premiers jours, excepté au quatorzième, où le volume cellulaire moyen diminue légèrement (fig. 7). La distribution est unimodale et peu étendue. Le volume minimum est de 100µm³ (D≈5.8µm), le volume moyen de 240µm³ (D≈7.8µm) et le volume maximum de 550µm³ (D≈10.15µm).

Au delà du dix huitième jour, le mode se déplace progressivement vers les grandes tailles; il y a donc augmentation du volume cellulaire en phase stationnaire. Ainsi, après quarante deux jours de culture, le volume minimum est de 200µm³ (D≈7.26µm),

le volume moyen de 380µm³ (D≈9 µm) et le volume maximum de 900µm³ (D≈12µm). Parallèlement la salinité augmente dans les cultures.

Ainsi au septième, quatorzième, vingt huitième et quarante deuxième jour, celle ci est respectivement égale à 28,5‰, 29,5‰, 37‰ et 42,5‰.

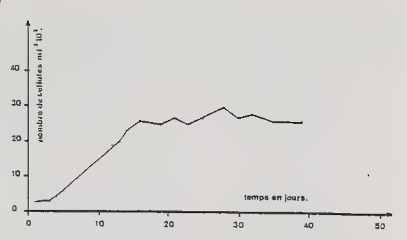


Figure 7 : Courbe de croissance moyenne de cultures de *Tetraselmis suecica* en ballon de 6l sur milieu de Conway.

DISCUSSION

Une bonne croissance d'*Isochrysis galbana* est obtenue et la phase stationnaire est atteinte en treize jours avec une densité cellulaire moyenne de 1.6 . 10^7 cellules. ml^{-1}. Des valeurs voisines sont rapportées dans la littérature (WALNE, 1966; FLASSCH, 1978; LE BORGNE et *al.*, 1978; WILSON, 1978; BAYNES et *al.*, 1979). La plus forte densité cellulaire notée est de 2.3 . 10^7 cellules . ml^{-1}, valeur proche de celle de différents auteurs (KAIN et FOGG, 1958; WISELY et PURDAY, 1961). Par contre, le nombre de divisions cellulaires par jour n'est que de 0.302, alors que KAIN et FOGG (1958) signalent des valeurs de 0.36 à 0.79. La phase exponentielle observée ici est relativement longue, les volumes cellulaires minimum et moyen étant du même ordre que ceux présentés par WILSON (1978). Par contre, la taille maximum de 6µm est supérieure à celle qui est rapportée par cet auteur (5µm). Une augmentation progressive du volume cellulaire est notée en phase stationnaire (passage à 5.5µm pour la taille moyenne le quarante cinquième jour de culture). Les valeurs rapportées dans la littérature, 5.5µm (DAVIS et GUILLARD, (1958), 5-6µm (BAYNE, 1965), 4.8µm (WALNE, 1970) sont très voisines. Il est vraisemblable

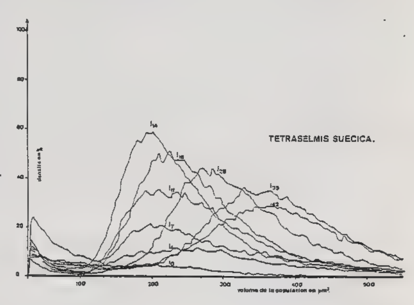


Figure 8 : Evolution de la distribution du volume cellulaire d'une population de *Tetraselmis suecica* dans le temps. (J_0 représente le jour de l'ensemencement de la culture, Jx correspond au Xème jour de culture.. Dilution 1/20ème.

qu'elles correspondent également à des observations effectuées pendant cette même phase stationnaire. Une bonne croissance de *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* est obtenue; la densité cellulaire est de $2 \cdot 10^7$ cellules . ml^{-1} au bout de onze jours. Toutefois de meilleurs résultats sont signalés par LAING (1979), $2.5 - 3 \cdot 10^7$ cellules par ml^{-1} en quatre jours. Ceux-ci ont été obtenus par insufflation de 1% de CO_2 et par abaissement de la salinité des milieux de culture à 15‰. Des valeurs aussi élevées ont cependant été obtenues quand l'inoculum servant à ensemencer les ballons de 6 l avaient poussé sur milieu d'Erd-Schreiber et non sur milieu de Conway.

Pendant les différentes phases de croissance, le mode de la distribution est stable. Il se situe à 3.5µm, valeur voisine des 3µm rapportée par ENRIGHT et *al*., (1986), mais différente de celle de WALNE (1970) : 4.8µm.

Une bonne croissance est également obtenue chez *Tetraselmis suecica*. La phase stationnaire est atteinte en seize jours avec des concentrations cellulaires de $2.6 \cdot 10^6$ cellules.ml^{-1}. L'aspect en dents de scie observé en phase stationnaire s'explique probablement par la tendance de l'algue à adhérer fortement aux parois des ballons, ce qui engendre des difficultés de prélèvements homogènes avant lecture. Des densités cellulaires du même ordre sont signalées dans la littérature (FLASSCH, 1978; LE BORGNE, 1978; EPIFANIO, 1979). Le spectre de répartition en taille des cellules est stable jusqu'au début de la phase stationnaire; le diamètre est compris entre 6 et 10µm avec une valeur modale de 8µm; puis il augmente progressivement comme chez *Isochrysis galbana*. Les valeurs notées sont comparables à celles que rapporte WALNE (1970), diamètre égal à 8.6µm. Par contre, celles de LE BORGNE et *al*., (1978), 14µm, semblent surestimées.

Isochrysis galbana et *Tetraselmis suecica* présentent une augmentation non négligeable de leur volume cellulaire en fin de phase de croissance algale. Comme toute cellule végétale libre, les flagellés se divisent par bipartition et augmentent de volume avant la phase de scissiparité. Il n'est donc pas surprenant, qu'en phase stationnaire au cours de laquelle la division cellulaire est ralentie, les cellules algales soient plus volumineuses. A l'inverse, le volume cellulaire de *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* reste constant. Comme toutes les diatomés, elle possède un frustule qui constitue un exosquelette réduisant les variations du volume cellulaire. LAING (1985) constate néanmoins que la taille des cellules de cette Bacillariophyceae augmente lorsque la concentration en silice diminue. Plus le milieu est riche en cet élément plus la taille des cellules est petite. Dans nos conditions expérimentales le métasilicate de sodium est en excès ce qui se traduit par la présence d'un important précipité au fond des ballons. Ce sel n'étant pas limitant, les phénomènes décrits par cet auteur n'ont pas été retrouvés.

Nos résultats sont par contre en opposition avec ceux d'ALFONSO et LEAL, (1981) et LEAL (1983) qui considèrent que le volume cellulaire maximum est atteint en fin de phase exponentielle. Rappelons que leurs observations ont été réalisées, en faible volume, au microscope optique, sur des échantillons de 120 cellules seulement. La distribution du volume cellulaire effectuée au C 1000 concerne 10^4 à 10^5 cellules.

L'augmentation du volume cellulaire observée chez les flagellés compense largement le phénomène d'osmorégulation qui aurait dû se traduire, au contraire, par une diminution de la taille des organismes. En effet, une augmentation de la salinité en fonction de l'âge des cultures a été notée (évaporation).

L'augmentation du volume cellulaire des algues, liée au ralentissement des divisions, peut être indirectement due à la limitation de la croissance par certains éléments : épuisement d'un ou plusieurs nutrilites.

Au cours de la phase stationnaire où l'on note un accroissement de la taille des flagellés, EPIFANIO (1979) met en évidence une modification de la composition biochimique des algues fourrages.

On sait que la microflore bactérienne associée augmente avec l'âge des cultures (PRIEUR et LEROUX, 1975) et que, lorsque le niveau bactérien devient trop élevé, des mortalités affectent les élevages larvaires (CALABRESE et DAVIS, 1970). Ceci explique les résultats généralement plus satisfaisants que l'on obtient en écloserie de bivalves lorsque des cultures en phase exponentielle sont employées. L'utilisation des algues en phase linéaire de croissance est donc intéressante à double titre : stabilité des tailles et présence réduite de bactéries.

Afin de répondre aux objectifs définis antérieurement le schéma d'utilisation de ces trois algues dans notre laboratoire est le suivant : emploi des cultures après une semaine de croissance en ballon et renouvellement des souches tous les quatre jours. On se trouve donc toujours en phase exponentielle pendant laquelle la taille des cellules est stable chez les trois espèces.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALFONSO, E., et LEAL, S., 1981. Influencia de differentes factores en el volumen celular de algas planctonicas en cultivo. *Revista de Investigaciones Marinas*, 2 (1) : 3-26.

BAYNE, B.L., 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L). *Ophelia*, 2 : 1-47.

BAYNES, S.M., EMERSON, L., et SCOTT, A.P., 1979. Production of algae for use in the rearing of larval fish. *Fisheries Research Technical Report*, 53 : 13-18.

CALABRESE, A., et DAVIS, H.C., 1970. Tolerances and requirements of embryos and larvae of bivalve molluscs. *Helgol. Wiss. Meeresunters* , 20 : 553-564.

CHRETIENNOT-DINET, M.J., ROBERT, R., et HIS, E., 1986. Utilisation des "algues fourrages" en aquaculture. *Année biologique*, 25 (2) : 97-119.

DAVIS, H.C., et GUILLARD, R.R., 1958. Relative value of ten genera of micro-organisms as food for oyster and clam larvae. *U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull.*, 58 : 293-304.

EPIFANIO, C.E., 1979. Growth in bivalve molluscs : nutritional effects of two or more species of algae in diets fed to the american oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) and the hard clam *Mercenaria mercenaria* (L). *Aquaculture* , 18 : 1-12.

FLASSCH, J.P., 1978. Production d'algues unicellulaires à des fins d'aquaculture. 4 · 1-11.

FØYN, B., 1934. Labenszyklus, Cytologie und Sexualitat der Chlorophycee *Cladophora suhriana* Kutzing. *Arch. Protistenk*, 83 : 1-56.

FRITZ, L.W., LUTZ, R.A., FOOTE, M.A., VANDOVER, C.L., et EWART, J.W., 1984. Selective feeding and grazing rates of oyster (*Crassostrea virginica*) larvae on natural phytoplankton assemblages. *Estuaries*, 7.: 513-518.

GUILLARD, R.R.L., 1973. Division rates.in Handbook of Phycological methods. Culture methods and growth measurements. Cambridge University Press, London, New-york, New-Rochelle, Melbourne, Sidney : 289-313.

KAIN, J.M., et FOGG, G.E., 1958. Studies on the growth of marine phytoplankton. II. *Isochrysis galbana* Parke. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 37 : 781-788.

LAING, I., 1979. Recommanded procedures for the culture of *Chaetoceros calcitrans*. *Fisheries Research Technical Report*, 53 : 8-12.

LAING, I., 1985. Growth response of *Chaetoceros calcitrans* (Bacillariophyceae) in batch culture to a range of initial silica concentrations. *Marine Biology*, 85 : 37-41.

LAING, I., et UTTING, S.D., 1980. The influence of salinity on the production of two commercially important unicellular marine algae. *Aquaculture*, 21 : 79-86.

LAING, I., et HEPPER, B.T., 1983. A simple method for the production of marine algae in polyethylene bags. *Fisheries Notice*, number 73 : 1-11.

LEAL, S.,1983. Volumen cellular de dos especies de algas planctonicas en cultivo. *Revista de Investigaciones Marinas*, 4 (2) : 17-39.

LE BORGNE, Y., MARIN, J., et VERGONZANNE, G., 1978. Cultures et élevages de masse dans le contexte d'une écloserie-nurserie de mollusques bivalves, les productions phytoplanctoniques et le grossissement des post-larves. *Actes de Colloques, CNEXO*, 7 : 105-154.

PRIEUR, D., et LEROUX, S., 1975. Comparative growth of some algal populations and their associated bacteria in laboratory cultures. *10 th. Eur. Symp. Mar. Biol.*, 1 : 345-355.

ROBERT, R., HIS, E., et MAURER, D., 1982. L'unité d'écophysiologie et de molysmologie larvaire des bivalves d'intérêt commercial du laboratoire I.S.T.P.M. d'Arcachon. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 45 (3) : 197-209.

STRICKLAND, J.D.H., et PARSONS, T.R., 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 167 : 1-131.

THORSON, G., 1950. Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 125 : 1-45.

WALNE, P.R., 1966. Large Scale culture of larvae of *Ostrea edulis L. Fishery Investigations. Série II.* 25 (4) : 1-53.

WALNE, P.R., 1970. Studies on the food value of nineteen genera of algae to juvenile bivalve of the genera *Ostrea , Crassostrea, Mercenaria* and *Mytilus*. *Fish. Invest.*, London, Ser. 2, 26 : 1-62.

WILSON, J.H., 1979. Observations on the grazing rates and growth of *Ostrea edulis* L. larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 38 : 187-199.

WISELY, B. et PURDAY, C., 1961. An algal mass-culture unit for feeding marine invertebrate larvae. *Tech. Pap. Div. Fish. Oceanogr. CSIRO, Aust. N° 12.*

HALIOTIS, 16 (1987) : 403-- 411

LA CROISSANCE LARVAIRE DE *STROMBUS GIGAS* (MOLLUSQUE, GASTEROPODE) EN FONCTION DE LA NOURRITURE ET DE LA TEMPERATURE.

par

Dalila ALDANA ARANDA et Laura TORRENTERA

CINVESTAV IPN, A.P. 73 Cordemex, C.P. 97310 Mérida, Yucatan (Mexique)
Laboratoire de Zoologie. Faculté des Sciences. 29287 BREST Cedex (France)

ABSTRACT : INFLUENCE OF TEMPERATURE AND FEEDING ON THE LARVAL GROWTH OF *STROMBUS GIGAS*

Veligers were reared at three temperatures : 20 ± 2°C, 24 ± 3°C and 28°C. Normal development occured at 28°C with metamorphosis taking place after 20 days.

The veligers were fed on natural cultures of phytoplankton. The nutritive value of the algae was considered in terms of growth of the larvae based on the size of the shell. Two species of algae, *Isochrysis aff. galbana* (Tahiti) and *Tetraselmis chuii*, were used in the present study. A statistical analysis of the results show a significant difference (0.95) in the growth of the length on the shell with a mixture of *Isochrysis* and *Tetraselmis* being more favourable than either *Isochrysis* or *Tetraselmis* on their own.

Key words : Nutrition - Larvae - *Strombus gigas* - Experimental rearing.

RESUME :

Des élevages de larves de lambi ont été réalisés à trois températures différentes. Ceux réalisés à 20 ± 2°C et 24 ± 3°C n'ont pas permis un développement normal. Par contre, dans le lot où la température a été maintenue constante à 28°C, les larves ont atteint la métamorphose à 20 jours. Sur celles-ci, l'influence d'*Isochrysis aff. galbana* (Tahiti) et *Tetraselmis chuii* a été recherchée. Une croissance similaire, au cours des neuf premiers jours, était observée. Par contre, à partir du 10ème jour, on observe une croissance significativement différente en fonction de l'aliment fourni.

Le mélange *Isochrysis* et *Tetraselmis* permet le meilleur développement, avec un gain journalier de 40 µm. Les larves présentent une croissance linéaire jusqu'à la métamorphose (r = 0,98 et n = 300) indépendemment du régime alimentaire reçu.

Mots clés : Nutrition - Larves - *Strombus gigas* - Elevage expérimental.

INTRODUCTION

PILLAY (1978) et SHANG (1971) ont montré que les Bivalves représentent 14,2 % de la production mondiale des Mollusques cultivés. La contribution des Gastropodes n'est que de 3 %, parmi lesquels figure le Lambi, *Strombus gigas*.

La distribution géographique de cette espèce recouvre toutes les Caraïbes (WARMKE et ABBOT, 1961). Depuis plusieurs années, il constitue une ressource importante de protéines dans cette région. De plus, la coquille est utilisée en artisanat et sa masse viscérale comme appât pour la pêche (RANDALL, 1964 ; BERG, 1976 ; BROWNELL et STEVELY, 1981). La demande de lambi sur les marchés locaux est aux Etats-Unis s'accroît sans cesse depuis les années 70. Aujourd'hui, sa pêcherie est économiquement très importante et occupe la deuxième place après celle de la langouste (DE LA TORRE, 1982). Cette situation se traduit actuellement par une baisse des stocks naturels due à une sur-exploitation (HESSE et HESSE, 1977 ; SIDDALL, 1982 ; IVERSEN, 1983).

MATERIEL ET METHODES

La réalisation de l'élevage larvaire du Lambi comporte trois phases : la recherche des géniteurs et le prélèvement de leur ponte, l'incubation jusqu'à l'éclosion des larves et enfin l'élevage larvaire proprement dit.

Les géniteurs utilisés proviennent de Punta Brava (2 kms au sud de Puerto Morelos, Quintana Roo) et leurs pontes ont été récupérées par plongée sous-marine à une profondeur d'environ 20 mètres, en tenant bien compte de ne pas confondre *S. gigas* avec ceux de *S. costatus* (BERG, 1981 , DAVIS et HESSE, 1983 ; BALLANTINE et APPELDOORN, 1983 ; RODRIGUEZ, 1986).

La ponte récupérée est mise dans un sac de plastique, ramenée en surface et placée dans une glacière d'eau de mer. Au cours du transport, la température ne doit pas dépasser 32°C. Au laboratoire, les oeufs, agglutinés dans leur gangue, sont débarrasés de l'épiflore, de l'épifaune et du sable, puis ils sont immergés dans une solution à 0,4 % d'hypochlorite de sodium pendant 50 secondes, puis abondamment rincés à l'eau de mer.

Les oeufs sont divisés en plusieurs lots et placés dans un bac d'incubation en circuit fermé à une température constante de 28°C et à la salinité de 35°/₀₀ (Fig. 1 . Ils sont observés quotidiennement afin de suivre le développement embryonnaire. Après l'éclosion, qui est massive, les jeunes véligères sont maintenues dans le système pendant douze heures environ. Les débris, qui restent après l'éclosion, sont rapidement éliminés pour empêcher une prolifération bactérienne.

Le laboratoire du CINVESTAV ne possède pas d'eau de mer courante. Celle-ci est prélevée dans le port de Progreso (30 kms de distance) et stockée dans des bacs en fibre de verre. Après préfiltration, l'eau utilisée dans les élevages est filtrée à 3 µm avant d'être soumise à un rayonnement par les ultra-violets (Fig. 2).

Pour la première expérience, l'ensemble des larves a été divisé en trois lots ; chacun d'eux étant répartis dans neuf aquariums. Un lot a été maintenu à une température de 20°C ± 2°C. Le deuxième à une température de 24 ± 3°C et le troisième à une température de 28°C.

La méthode d'élevage utilisée était celle préconisée par LUCAS et al. (1976). La densité larvaire était de 200 véligères par litre, soit dix fois moins que celle conseillée par cet auteur pour les larves de Bivalves et dix fois plus que celle pratiquée par BERG (1981) et SIDALL (1983) sur les larves de Lambis. L'eau des élevages était changée quotidiennement par siphonage. La première alimentation a eu lieu, douze heures après l'éclosion. Puis les larves ont été nourries avec une quantité croissante de phytoplancton en fonction de leur âge (Tableau 1). La distribution de la nourriture a eu lieu deux fois par jour : l'une à neuf heures du matin immédiatement après le renouvellement d'eau, la seconde à 18 heures (en utilisant deux fois moins quantitativement d'aliment). Les véligères recevaient soit *Isochrysis aff. galbana* (Tahiti) soit *Tetraselmis chuii*, soit un mélange 50/50 des deux algues. Chaque série expérimentale a été triplée. Les algues étaient cultivée dans le milieu de "Guillard" (GUILLARD, 1959).

La taille des larves a été calculée sur un échantillon de 30 individus pris au hasard. La longueur totale de la columelle a été mesurée à l'aide d'un micromètre oculaire, et a permis l'établissement de la moyenne et de l'écart type. La mortalité a été dénombrée sur l'ensemble des larves récoltées.

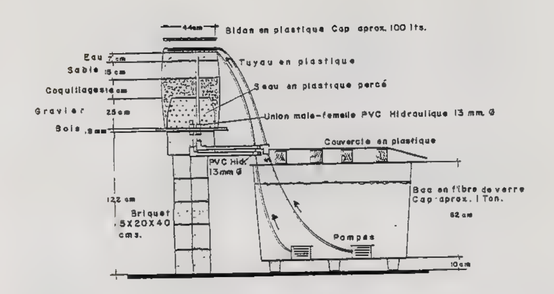


Figure 1 - Système à circuit fermé et à température constante pour l'incubation des pontes de Lambis.

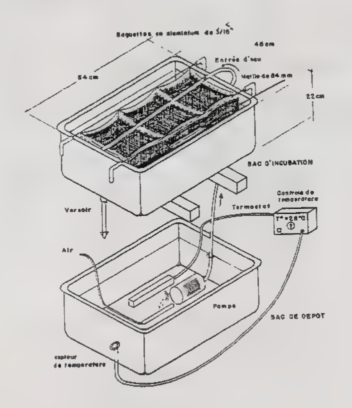


Figure 2 - Composants du filtre à sable.

TABLEAU 1 - Quantités d'algues apportées aux larves de Lambis en fonction de leur âge.

Age des larves depuis l'éclosion (en jours)	Nombre de cellules algales/larve	
	9 heures	18 heures
0 - 4	4 000	2 000
5 - 6	6 000	3 000
7 - 9	8 000	4 000
10 - 11	12 000	6 000
12 - 14	15 000	7 500
15 - 16	16 000	8 000

RESULTATS

La durée de la période d'incubation, à la température de 28°C a été de 96 heures.

= Influence de la température :

Les larves élevées à 20°C ± 2°C et à 24°C ± 3°C sont mortes au bout de 5 jours et 9 jours respectivement. Seules les véligères maintenues à 28°C ont atteint la métamorphose en 20 jours.

= Influence de la nourriture :

La croissance des véligères en termes de longueurs moyennes de la coquille, en fonction du régime alimentaire est indiquée dans le tableau 2. Les droites de régression pour chaque régime alimentaire ont été établies (Fig. 3), où Y correspond à la longueur totale de la coquille en µm et X à l'âge de la larve en jours. Quel que soit le régime alimentaire, les larves présentent sensiblement la même croissance de l'éclosion jusqu'au 9ème jour d'élevage (Tableau 3a). Au-delà, la croissance diffère selon le type de nourriture apportée et la différence est significative au seuil de 0,95 (Tableau 3b). Ce sont les larves nourries avec le mélange algal qui présentent la meilleure croissance.

TABLEAU 2 - Valeurs moyennes et écarts types de la longueur de la columelle de la coquille des larves de *Strombus gigas*, soumises à trois différents régimes alimentaires.

JOUR D'ELEVAGE	*Isochrysis aff. galbana*		*Tetraselmis chuii*		*Isochrysis + Tetraselmis*	
	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type
1	256,00	11,50	256,00	11,50	256,00	11,50
2	287,22	32,20	266,64	16,66	266,04	16,00
3	332,71	36,43	285,78	21,09	359,88	7,97
5	369,69	10,85	373,00	9,85	371,30	16,18
7	403,00	19,97	402,75	12,27	423,50	19,23
9	467,20	12,61	469,43	4,53	475,13	28,03
12	558,10	9,80	564,40	13,55	575,25	17,56
15	635,13	9,20	654,11	18,94	679,72	24,29
18	698,00	20,12	768,70	18,65	884,00	20,04
20	748,12	28,50	849,00	37,52	999,71	36,15

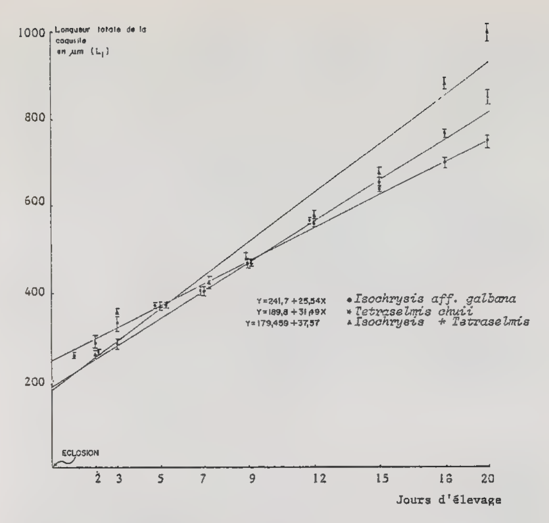


FIGURE 3 - Droites de régression pour la croissance de *Strombus gigas* nourries avec trois régimes alimentaires différents.

TABLEAU 3a - Comparaison des longueurs de larves de *Strombus gigas* âgées de 1 à 9 jours, soumises à trois régimes alimentaires (ANOVA).

SOURCES DE VARIATION	DEGRE DE LIBERTE	F 0,05
Jours	5	78.093
Types de nourriture	2	1.583
Erreur	10	
Totale	17	

TABLEAU 3b - Comparaison des longueurs de véligères de *Strombus gigas* âgées de 1 à 20 jours, soumises à trois régimes alimentaires (ANOVA).

SOURCES DE VARIATION	DEGRE DE LIBERTE	F 0,05
Jours	8	55.818
Types de nourriture	2	3,723
Erreur	16	
Totale	26	

DISCUSSION

La croissance des larves de Lambis a été évaluée par la longueur totale de la columelle de la coquille, qui est le paramètre le plus facilement mesurable chez les larves des Gastéropodes pour estimer la croissance (PILLSBURY, 1985). Les véligères de Lambis élevées à une température de 28°C, ont montré une croissance linéaire de l'éclosion jusqu'à la métamorphose (20 jours), indépendamment du régime alimentaire. Le coefficient de corrélation pour chacune de trois droites de régession est de 0,98 avec n = 300. PILLSBURY (1985) a observé aussi, une croissance linéaire chez les larves de *S. gigas* jusqu'au 14ème jour d'élevage, quand les larves sont nourries avec *Isochrysis aff. galbana* e. *Dunaliella tertiolecta*. Par contre, quand les larves sont nourries avec *Emiliana huxleyi*, elles ont une croissance linéaire jusqu'au 20ème jour d'élevage.

Les droites de croissance peuvent être scindées en deux parties. La première va de l'éclosion aux larves âgées de 9 jours ; on constate qu'il n'existe pas d'effet significatif des trois régimes alimentaires, même au seuil de 10 %. Par contre, pour la seconde (larves plus âgées de 10 à 20 jours), on observe une très nette différence de croissance en fonction des différentes algues utilisées. Ce sont les larves nourries du mélange *Isochrysis aff. galbana* et *Tetraselmis chuii* qui présentent la meilleure croissance. Ce phénomène a déjà été observé chez les larves de *Mytilus edulis* (ALDANA, 1984 ; LUCAS et al., 1986). Ces auteurs en étudiant l'évolution de la matière organique de l'oeuf à la larve de quinze jours, ont mis en évidence un passage de l'endotrophie à l'exotrophie chez les larves de moules. SIDDALL (1981) a observé chez les larves de *Strombus gigas* que les inclusions lipidiques du vitellus sont utilisées dans sa totalité au bout de six jours. Cette période correspond aux phases endotrophes et mixotrophes décrites par LUCAS et al., (1986). En conséquence, à partir de cette période, les larves sont obligées d'utiliser l'énergie métabolique obtenue du milieu (exotrophie exclusive). Dans le tableau 4, sont données les valeurs du taux de croissance journalier obtenues dans le présent travail. Celles-ci sont comparées aux valeurs obtenues par d'autres auteurs. Au cours de nos expériences, le taux de croissance moyenne par jour a été de 40 µm. Cette valeur est proche de celle donnée par DAVIS et al. (1985) Néanmoins, les valeurs obtenues de la bibliographie, sont sujettes à caution car dans la plupart des cas, les conditions d'élevage ne sont pas clairement précisées.

Dans le tableau 5 sont donnés les résultats du temps de métamorphose obtenue dans la présente étude par rapport aux valeurs données par divers auteurs. On constate que l'intervalle du temps de la métamorphose peut varier de 12 à 60 jours selon BALLANTINE et APPELDORN (1983) respectivement. Cependant, ces variations sont difficilement liées aux paramètres d'élevage. Ainsi, OGAWA et CORAL (1985), en travaillant sous les mêmes conditions d'élevage ont obtenu un temps de la métamorphose allant de 25 à 60 jours.

Dans cette étude, nous avons observé dans toute la série expérimentale menée à 28°C, que le taux de mortalité augmentait au-delà des dix premiers jours d'élevage. Pour les élevages réalisés à 20 °C ± 2°C et 24°C ± 3°C, les larves sont mortes au bout de 5 à 9 jours respectivement. Pour sa part, D'ASARO (1970) a constaté une mortalité massive pour les larves âgées de neuf à onze jours aussi bien dans l'eau de mer filtrée que brute. BALLANTINE et APPELDORN (1983) obtiennent le même résultat. OGAWA et CORAL (1985) ont aussi trouvé une forte mortalité des larves âgées de sept à treize jours. DAVIS et al. (1985) et RODRIGUEZ (1986), avec des systèmes d'élevage en circuit fermé et dans des bacs de différentes formes et capacités ont aussi constaté une augmentation considérable des mortalités

pour les larves âgées de sept à quinze jours. Les raisons que donnent ces auteurs sont diverses et peu précises : mauvaise qualité de l'eau, présence de métabolites, bactéries, excès de matière organique, etc... Cependant, la vulnérabilité des larves âgées de sept à quinze jours doit être d'une autre nature. Les observations sur le métabolisme larvaire de *Mytilus edulis* (ALDANA, 1984 ; SPRUNG, 1984 ; LUCAS et al., 1986), appliquées aux larves de Lambis devrait permettre de mieux comprendre les mortalités observées. Ce type d'étude doit être approfondi pour mieux expliquer le métabolisme et la physiologie larvaire de ce gastéropode.

En particulier, il serait nécessaire de mieux connaître les larves de Lambis pour obtenir une bonne croissance et maintenir un taux de survie correct pendant les premiers quinze jours de la vie larvaire. Des études histologiques et biochimiques peuvent permettre d'apporter des solutions aux problèmes évoqués précédemment afin de parvenir à une production rentable de naissain de ce gastéropode.

TABLEAU 4 - Comparaison du taux de croissance journalier en µm des larves véligères de *Strombus gigas*.

AUTEUR	ESPECE	TAUX DE CROISSANCE JOURNALIERE en µm	TEMPERATURE D'ELEVAGE (°C)	DENSITE NOMBRE LARVES PAR LITRE	TYPE D'ALIMENT
D'ASARO, 1965	*S. gigas* *S. costatus* *S. pugilis*	16 à 66 84 54	25,7 → 29,6		
BROWNELL, 1977	*S. gigas*	18	26 → 29		
BALLANTINE, 1983	*S. gigas*	53			*Isochrysis* *Tetraselmis* *Thalassiosira*
BALLANTINE, 1983	*S. costatus*	51			*Isochrysis* *Tetraselmis* *Thalassiosira*
DAVIS, 1985	*S. gigas*	42			*Isochrysis* *Chaetoceros* *Tetraselmis*
ALDANA, 1986	*S. gigas*	40	28		*Isochrysis* *Tetraselmis*

TABLEAU 5 - Comparaison du temps de métamorphose en jours pour les larves véligères de *Strombus gigas*.

AUTEUR	ESPECE	DELAIS DE LA METAMORPHOSE (en jours)	TAILLE DE LA LARVE en µm
D'ASARO, 1965	*S. gigas*	28 à 33	
SIDALL, 1982	*S. gigas*	20 à 25	
BALLANTINE, 1983	*S. gigas*	12 à 22	1 100
DAVIS, 1985	*S. gigas*	28	
OGAWA et CORAL, 1985	*S. gigas*	25 à 60	
ALDANA, 1986	*S. gigas*	20	1 000

Remerciements

Ce travail a pu être réalisé grâce à l'aide du Conseiller Scientifique de France à Mexico et du Ministère des Affaires Etrangères (Direction Générale des Relations Culturelles Scientifiques et Techniques).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALDANA, D., 1984. Croissance et composition chimique élémentaire de *Mytilus edulis* en relation avec la nourriture fournie. J. Rech. Oceanol., 9(4) : 153-155.

ALDANA, D., 1984. Croissance et composition élémentaire de larves de *Mytilus edulis* en relation avec les algues monocellulaires et bactéries. Thèse de 3e cycle. Université de Bretagne Occidentale, 118 p.

BALLANTINE, D.L., et APPELDORN, R.S., 1983. Queen conch culture and future prospects in Puerto Rico. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst., 35 : 57-63.

BERG, C.J. Jr., 1976. Growth of the queen conch *Strombus gigas* with a discussion of the practicality of its mariculture. Mar. Biol., 34 : 191-199.

BERG, C.J. Jr., 1981. Conch biology. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. Freeport, Bahamas : 9-12.

BROWNELL, W.N., 1977. Reproduction, laboratory culture, and growth of *Strombus gigas*, *Strombus costatus* and *Strombus pugilus* in Los Roques, Venezuela. Bull. Mar. Sci., 27 668-680.

BROWNELL, W.N., et STEVELY, J.M., 1981. The biology, fisheries, and management of the queen conch, *Strombus gigas*. Mar. Fish. Rev., 43(7) : 1-12.

DAVIS, M., et HESSE, R.C., 1983. Third world level conch mariculture in the Turks and Caicos Islands. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst., 35 : 73-82.

DAVIS, M., HESSE, C., et HODGKINS, G., 1985. Commercial hatchery produced queen conch, *Strombus gigas*, seed for the research and growth out market. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst., Maritinique.

D'ASARO, Ch.N., 1965. Organogenesis, development, and metamorphosis in the queen conch, *Strombus gigas*, with notes on breeding habits. Bull. Mar. Sci., 15 : 359-416.

D'ASARO, Ch.N., 1970. Egg capsules of prosobranch mollusks from South Florida and the Bahamas and notes on spawning in the laboratory. Bull. Mar. Sci., 20 : 414-440.

DE LA TORRE, R., 1982. La pesqueria de caracoles en Q. Roo. Centro de Investigaciones Pesqueras de Isla Mujeres. Inst. Nal. de Pesca. Sec. de Pesca. Mexico : 7-21.

GILLARD, R.R.L., 1959. Further evidence of the destruction of Bivalve larvae by bacteria. Bull. Biol., 117 : 258-266.

HESSE, C.O., et HESSE, K.O., 1977. Conch industry in the Turks and Caicos Islands. Underwater Nat., 10(3) : 4-9.

IVERSEN, E.S., 1983. Feasibility of increasing bahamian conch production by mariculture. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst., 35 : 83-88.

LUCAS, A., LE PENNEC, M., PRIEUR, D., et LE ROUX, S., 1976. Elevages expérimentaux de larves de Mollusques marins. Lab. Zool. Aquaculture, U.B.O. Brest : 1-25.

LUCAS, A., CHEBAB-CHALABI, L., et ALDANA, D., 1986. Passage de l'endotrophie à l'exotrophie chez les larves de *Mytilus edulis*. Oceanol. Acta, 9(1) : 97-103.

OGAWA, J., et CORAL, J.L., 1985. Ensayo de la fijacion de semilla del caracol reyna *Strombus gigas* y su crecimiento inicial en un istema de produccion masivo. Reunion anual de la Proc. Gulf Caribb. Fish. Invest., Maritinique, 25 p.

PILLAY, T.V.R., 1978. Planning of aquaculture development : an introductory guide. FAO, Rome (Italy), 1977 : 71 p.

PILLSBURY, K.S., 1985. The relative food value and biochemical composition of five phytoplankton diets for queen conch, *Strombus gigas* (Linné) larvae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 90 : 221-231.

RANDALL, J.E., 1964. The habits of the quenn conch. Sea front., 10 : 230-239.

RODRIGUEZ, L.A., 1986. Desarrollo emorionario y metamorfosis del caracol rosado *Strombus gigas*. Tesis de Maestria. CINVESTAV-Unidad Merida, Mexico : 43 p.

SHANG, Y.C., 1971. Taiwan's use of fishery resources. Commer. Fish. Rev., 35(5) : 38-43.

SIDALL, S.E., 1981. Larviculture. Proceeding for Queen Conch fisheries and mariculture meeting . C.J. Berg, Jr (Ed.), Wallace Groves Aquaculture Foundation : 13-23.

SIDALL, S.E., 1982. Biological and economic outlook for hatchery production of juvenile queen conch. Proc. 35th Ann. Gulf Caribb. Fish. Inst., Nassau, Bahamas : 46-52.

SPRUNG, M., 1984. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). I. Shell growth and biomass. Mar. Ecol. Prog. Ser., 17 : 283-293.

WARMKE, G.L., et ABBOTT, R.T., 1961. Caribbean seashell. Livinston Publ. Co., Narberth, 346 p.

HALIOTIS, 16 (1987) : 413 - 425

GROSS BIOCHEMICAL COMPOSITION AND SHELL GROWTH OF CRASSOSTREA GIGAS SPAT, FED SEVEN TYPES OF ALGAL DIETS

par

Samia SARKIS

Department of Oceanography, The University, Southampton SO9 5NH, Great Britain

ABSTRACT :

Growth rates and gross biochemical analysis were determined in oyster spat of *Crassostrea gigas* during a 4-week period from day 1 after settlement to day 28; comparisons were made when fed monocultures of *Isochrysis* aff. *galbana*, *Thalassiosira pseudonana*, and *Tetraselmis suecica*, and different combinations of these three algal species. Metabolic reserves of oyster spat were also determined during 3 weeks of starvation. Maximum shell growth occurred in spat fed a mixture of *T. pseudonana* and *T. suecica*, and minimum with those fed *I.* aff. *galbana* as a sole component. However, when considering the concentration of flesh weight (ug.mg^{-1})-i.e. the sum of total lipids, total carbohydrate and proteins- increases were seen for spat fed all diets but at different rates; those fed a mixture of the three algal species exhibited a maximum concentration. Starved oyster spat showed an increase in shell deposition, but a decrease in the estimated flesh weight of 25.6 ug.mg^{-1} dry weight. Total lipids were used as the main energy reserve in the first 10 days, followed by proteins. It was concluded that algal diets do have an effect on growth rates, with respect to both shell deposition and organic weight; yet these may accumulate at different rates according to the species of algae used.

Key words: Biochemical composition, Shell growth, *Crassostrea gigas*, spat.

RESUME: LA COMPOSITION BIOCHIMIQUE ET LA CROISSANCE LINEAIRE DES POST-LARVES DE *CRASSOSTREA GIGAS* (THUNBERG), EN MILIEU EXPERIMENTAL SOUMIS A DIVERS REGIMES ALIMENTAIRES.

La croissance et la composition biochimique elementaire des post-larves de *Crassostrea gigas* ont ete etudiees sur une periode de 28 jours apres la fixation. Sept regimes alimentaires bases sur differentes combinaisons des algues *Isochrysis* aff. *galbana* (*I. Tahiti*), *Thalassiosira pseudonana* et *Tetraselmis suecica* (*Platymonas suecica*) ont ete testes. L'influence du jeune sur une periode de trois semaines a ete recherchee. La meilleure croissance de la coquille est observee chez les huitres nourries avec le melange *Th. pseudonana* et *T. suecica*, et la moins bonne avec *I. galbana*. Par contre, la proportion la plus elevee des matieres organiques (somme des lipides, glucides et protides totaux) est obtenue pour les post-larves nourries avec le melange des trois algues. On observe une augmentation de taille chez les sujets soumis au jeune, mais aussi une diminution de matiere organique de 25.6 ug.mg^{-1} de poids sec total. La teneur en lipides diminue pendant les dix premiers jours, puis les protides sont utilisees comme source d'energie. Le regime alimentaire joue donc un role tres important sur les croissance lineaire (coquille) et ponderale (masse viscerale) des post-larves de *C. gigas*.

Mots cles : Composition biochimique, Croissance lineaire, *Crassostrea gigas*, post-larves.

INTRODUCTION

There has been a considerable number of studies on the growth of bivalve molluscs as a function of temperature (MANN, 1979), season (WALNE and MANN, 1975) type of diet (EPIFANIO et al., 1981; EPIFANIO, 1979) and ration of algal food (URBAN et al., 1983). However, few studies have been made on the gross biochemical composition of bivalve spat.

The purpose of this study was to determine both shell growth and gross biochemical composition (i.e. total lipids, total carbohydrate, and proteins) in the spat of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, during a 28-day period following metamorphosis. This particular species was chosen due to its popular use in commercial purposes as well as its successful rearing in the laboratory environment. Organisms for this particular project were obtained from Guernsey Sea Farms, in Guernsey, Channel Islands, U.K.

An attempt was made at comparing the effects of different algal diets consisting of monocultures and combinations of *Isochrysis galbana*, *Thalassiosira pseudonana* and *Tetraselmis suecica*. The lack of an external food source and its influence on growth and gross biochemical composition was also considered. The choice of algal species was also based on commercial use.

The knowledge of the nutritional requirements of oysters would be very useful in the design of an artificial diet. There has been several attempts in the production of an artificial food, such as that of MASSON (1977) on *Mytilus galloprovincialis* larvae and that of LANGDON and WALDOCK (1981) on *Crassostrea gigas* spat.

In summary, the metabolic reserves of oyster spat of *C. gigas* subjected to various diets were assessed in terms of total lipids, total carbohydrate and proteins.

MATERIALS AND METHODS

The experiment started June 15, 1985, day 1 after settlement of *C. gigas* larvae taken from the same brood. Oyster spat were suspended on two meshes in a 15-litre tank of filtered seawater.

Oyster spat were kept at a water temperature of 20±1°C and a salinity of 33‰. Water was changed every 3 days. Oyster spat were weiged on these same days, and when necessary, a subsample was removed, such that the total density in a tank never exceeded 100mg wet weight.l^{-1}.

Eight tanks were set up for seven different diets involving the combination of *Isochrysis galbana* (clone Tahiti), *Thalassiosira pseudonana* (clone 3H),and *Tetraselmis suecica*, and for one group of oyster spat exposed only to filtered seawater during a 4-week experimental period; these were referred to as "starved". The ratios of algae fed to the spat in each tank were shown in Table I and were referred to as diets. The equivalent cell densities, were based on the mean organic weights of the algal cells of different species used, taken from LAING (Pers. Comm., 1985). Mixed diets were calculated as ratios of the component species by organic weight. Spat were fed in the first week, once a day, at a concentration equivalent in weight to 100 cell.μl^{-1} of *I. galbana*; then at a progressively larger concentration, reaching 300 cells.μl^{-1} in the fourth week, giving half the amount twice a day. The tanks were constantly bubbied to keep algal cells evenly

distributed (URBAN et al., 1983). All tanks were kept in a room exposed to a natural, rather dim light.

Growth of oyster spat was measured every 6 days using an ocular micrometer. Counts were made on a sample of approximately 100 spat, and total dry weight was calculated after freeze-drying to constant weight. Subsamples of approximately 200 mg wet weight from each tank-i.e. 100 mg wet weight from each suspended mesh- were taken every 3 days, rinsed in freshwater and frozen, awaiting further analysis.

Growth rate was also calculated as suggested by LAING (Pers. Comm., 1985), where Growth rate $(\text{month})^{-1}$=Log (final weight)-Log (initial weight), referring to total freeze-dried weight on day 28 and day 1. All percentages of growth were calculated relative to the maximum growth rate of 100% in tank 7.

Algal Cultures

The algae were cultured in 5-litre flasks at T=19±1 C and S=25‰, illuminated with cool white fluorescent lamps. The density of the culture was checked daily and algae were used during their early exponential phase of growth.

Gross Biochemical Analysis

Oyster spat were freeze-dried to constant weight and stored in a dessicator at 0° C. Subsamples of 25 mg freeze-dried weight were weighed on a microbalance for homogenization. The procedures for lipid, carbohydrate and protein assays were taken from MANN and GALLAGER (1985). The sum of the gross biochemical components gave an indirect estimate of tissue organics. For all three assays, triplicate aliquots of distinct homogenates were determined separately; the results were pooled for further calculations.

RESULTS

Newly settled spat at day 1 of the experiment had a mean length of 531.3 µm ±48.5 and a total dry weight of .1 mg spat^{-1}.

A simple linear regression was calculated from shell length values measured for all seven diets, where Y=length (µm) and X=day after settlement, such that the slope indicated the growth rate. Both, observed shell length values and standard deviations, were seen to increase with the experimental period; this was to be expecteds since no size-selection of larvae was performed at any time during the experiment, allowing for the natural tendency of some individuals to grow faster than others. The standard deviations were higher for oysters with a faster growth rate such as for those fed T. pseudonana and T. suecica (diet 7), T. suecica alone (diet 2), and the combination of the three algae (diet 4). On the other hand for oysters fed I. galbana alone, a minimum growth rate was observed, and standard deviations were relatively lower (fig.1). The correlation coefficients for all calculated regression lines were >.96 and therefore considered fairly good. The standard error for the regression line ranged from 30.82 µm for oysters exposed to a monoculture of T. pseudonana (diet 3) to 127.15 µm for those fed T. suecica alone (diet 2).

For "starved" oysters in tank 8, some shell deposition was measured (fig. 1); a t-test was performed at α=.05 and the variation in shell length throughout the

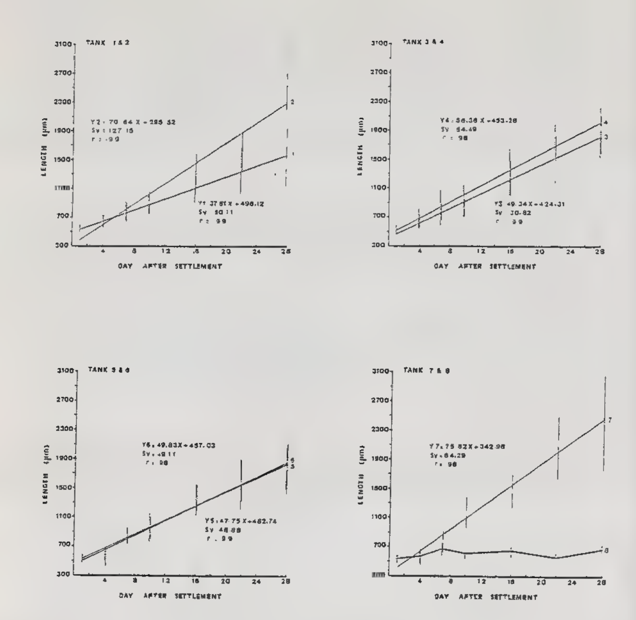


Figure 1 : Observed shell growth and calculated regression lines for oyster spat of *Crassostrea gigas*, fed 8 different regimes.

TABLE I. Species of algae used as food organisms for the oyster spat, Crassostrea gigas; ratios of the diets in each tank, calculated on the basis of equivalent cell density.

Algae	Origin	Equivalent cell density (cell.ul^{-1})	Ratio	Tank
Isochrysis aff. galbana	Tahiti, Clone T.ISO	100	100	1
Tetraselmis suecica	MAFF, Conwy, U.K.	10	100	2
Thalassiosira pseudonana	Clone 3H	50	100	3
I. galbana:T. suecica: T. pseudonana			33:33:33	4
I. galbana:T. suecica			50:50	5
I. galbana:T. pseudonana			50:50	6
T. suecica:T. pseudonana			50:50	7

TABLE II. The concentration of total organic matter(µg.mg^{-1} dry weight) in oyster spat of Crassostrea gigas, fed different diets throughout a 4-week period after settlement.

TANK / Day after settlement	1	2	3	4	5	6	7	8
4	19.58	-	21.65	22.66	36.48	27.35	15.59	49.28
7	56.09	46.54	-	46.88	60.81	57.54	41.81	40.53
10	56.55	-	62.22	-	57.68	53.31	53.99	19.55
13	32.56	32.05	38.84	28.81	35.33	47.39	38.80	-
16	41.36	46.83	38.92	40.55	54.47	45.14	52.51	-
19	47.30	22.63	39.38	35.74	39.13	38.05	27.29	11.33
22	44.79	24.64	42.98	29.81	47.27	32.49	30.66	23.65
25	40.87	31.70	26.66	34.21	27.82	32.08	30.40	-
28	36.06	31.78	32.16	42.35	30.46	36.14	34.43	-

experimental period was found to be significantly different.

Figure 2 shows total freeze-dried weight and growth rates; these calculations agreed with those obtained by the regression line of shell growth, which was expected. Total dry weight was seen to increase with time in all treatments; however, the rates of increase varied from a maximum in tank 7- a mixture of T. pseudonana and T. suecica- to a minimum in tank 1 -I. galbana only- with a 53.7% increase relative to tank 7.

According to shell length, maximum growth rates were found to be for oysters fed diets 7,2 and 4, and a minimum for growth rate for those of diet 1; whereas by considering total dry weight values, maximum total dry weight was seen with diets 7,4 and 5, and a minimum value for diet 1. As for "starved" oysters, a decrease of 42.9% was seen in total whole freeze-dried weight at the end of 28 days, despite shell deposition.

It is appropriate to consider at this point, the change in concentration of the gross biochemical components. Table II illustrates the weekly measurements from day 4 to day 28 in $\mu g.mg^{-1}$ dry weight. Total organic weight, calculated by the summation of these components, was at an initial concentration of 22.5 $\mu g.mg^{-1}$ dry weight on day 1 of the experiment. The increase in concentration throughout the experimental period was given in Table II for both fed and "starved" C. gigas spat.

The maximum concentration of total organic matter was seen in spat fed a mixture of the three algal species (diet 4). These spat also exhibited a relatively high growth rate with a value of .794 $mg.spat^{-1}.month^{-1}$ (fig. 2); comparatively, oysters fed diet 5 (I. galbana and T. suecica) with a similar growth rate, of .757 $mg.spat^{-1}.month^{-1}$, had a lower concentration of total organic matter (Table II). The diet composed of T. suecica and T. pseudonana (diet 7) also resulted in spat with a lower concentration of total organic matter, 34.42 $\mu g.mg^{-1}$ dry weight on day 28, as opposed to a maximum growth rate, as calculated by total dry weight (fig. 2). The concentration of biochemical components increased with experimental time, for all oyster spat tested; however, the rate of increase differed with the type of diet given.

In "starved" oyster spat, the concentration of total organic matter decreased with time, and a loss of 25.6 $\mu g.mg^{-1}$ dry weight was calculated at the end of 22 days, despite shell deposition.

Table III shows the concentration of the individual biochemical components, and the relative proportions with respect to one another, during the 4-week experimental period for each separate feeding regime. The general trend for the fed oysters seemed to be a decreasing proportion of lipid content throughout the experimental period, simultaneously with an increasing proportion of carbohydrate, for all feeding regimes. As for "starved" oysters, a net decline in total lipids was analysed; these were used as respiratory substrate in the first 10 days. Total carbohydrate concentration was low but relatively constant and comparable to those of fed oysters (Table IV). Proteins made up the larger proportion of organic weight for all feeding regimes; the final percentages for fed oysters ranged from 52.7% in tank 4 to 68.6% in tank 2 (Table III).

The only exception to the higher proportion of protein level was on day 4 after settlement; this occurred in all treatments, but the "starved" group, and resulted in the

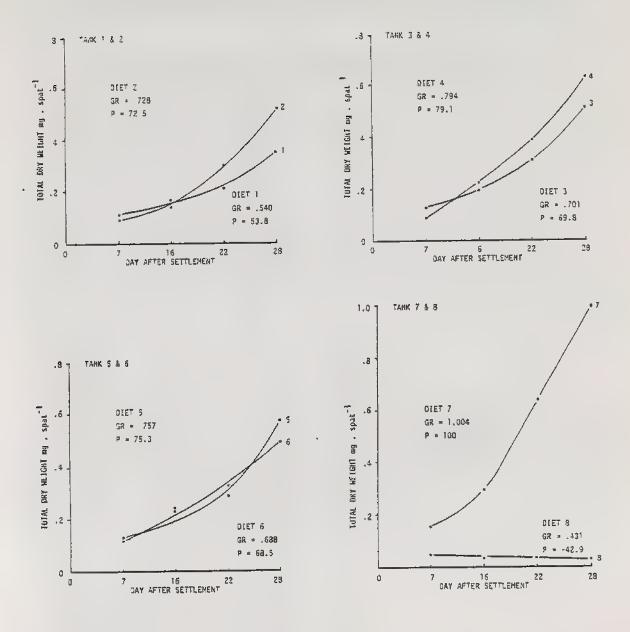


Figure 2 : Total dry weight expressed as mg.spat^{-1}, growth rate as mg.spat^{-1}. month^{-1} (GR), and the parcentage of growth of oyster spat in all tanks, relative to the maximum growth of oysters in tank 7 (P).

TABLE III. Gross biochemical components of oyster spat fed seven different diets expressed as $\mu g.mg^{-1}$ dry weight and as percentage of the total organic matter (in brackets).

Tank	Diet	Day after settlement	Total lipids	Total carbohydrate	Proteins
1	*I. galbana*	4	11.21 (57.3)	2.58 (13.2)	5.79 (29.6)
		7	14.45 (25.8)	8.86 (15.8)	32.78 (58.4)
		10	17.84 (31.5)	6.69 (11.8)	32.02 (56.6)
		13	10.86 (33.4)	4.57 (14.0)	17.13 (52.6)
		16	10.72 (25.9)	4.18 (10.1)	26.46 (64.0)
		19	8.73 (18.5)	7.11 (15.0)	31.46 (66.5)
		22	13.60 (30.4)	5.98 (13.4)	25.21 (56.3)
		25	6.61 (16.2)	10.14 (24.8)	24.12 (59.0)
		28	4.59 (12.5)	10.80 (29.5)	21.27 (58.0)
2	*T. suecica*.	4	23.84 (-)	3.55 (-)	- (-)
		7	10.09 (21.7)	8.26 (17.7)	28.19 (60.6)
		10	16.04 (-)	- (-)	- (-)
		13	5.60(17.5)	5.65 (17.6)	20.80 (64.9)
		16	13.74 (29.3)	6.41 (13.7)	26.68 (57.0)
		19	4.55 (20.1)	3.83 (16.9)	14.25 (62.9)
		22	7.06 (29.1)	7.94 (30.2)	10.14 (41.2)
		25	5.27 (16.6)	5.42 (17.1)	21.01 (68.6)
		28	4.47 (14.1)	5.50 (17.3)	21.81 (68.6)
3	*T. pseudonana*	4	15.19 (70.2)	3.45 (15.9)	3.01 (13.9)
		7	- (-)	- (-)	- (-)
		10	33.43 (53.7)	4.99 (8.0)	23.80 (38.3)
		13	13.28 (34.2)	1.88 (4.8)	23.68 (60.9)
		16	12.59 (32.3)	3.67 (9.4)	22.66 (58.2)
		19	6.14 (15.6)	8.54 (21.7)	24.70 (62.7)
		22	10.50 (24.4)	10.83 (25.2)	21.65 (50.4)
		25	5.19 (19.5)	4.79 (18.0)	16.68 (62.6)
		28	10.02 (31.2)	4.20 (13.1)	17.94 (55.8)
4	*I. galbana*:*T. suecica*: *T. pseudonana*	4	5.21 (23.0)	6.14 (27.1)	11.31 (5.0)
		7	9.78 (20.9)	8.72 (18.6)	28.38 (60.5)
		10	19.67 (-)	5.29 (-)	- (-)
		13	6.81 (23.7)	5.88 (10.0)	19.11 (66.3)
		16	8.26 (20.4)	5.55 (13.7)	26.74 (65.9)
		19	11.34 (29.0)	5.76 (14.7)	22.03 (56.3)
		22	3.32 (11.2)	4.77 (16.0)	21.72 (72.9)
		25	7.66 (22.4)	6.21 (18.2)	20.34 (59.5)
		28	10.45 (24.7)	9.58 (22.6)	22.32 (52.7)
5	*I. galbana*:*T. suecica*	4	14.98 (41.1)	6.29 (17.2)	15.21 (41.7)
		7	15.53 (25.5)	10.00 (16.4)	35.28 (58.0)
		10	14.20 (24.6)	8.10 (14.0)	35.38 (61.3)
		13	11.14 (31.5)	2.89 (8.2)	21.30 (60.3)
		16	14.28 (26.2)	7.21 (13.2)	32.98 (60.5)
		19	9.17 (25.7)	4.56 (12.8)	22.01 (61.6)
		22	9.90 (20.9)	11.86 (25.1)	25.51 (54.0)
		25	5.48 (19.7)	6.37 (22.9)	15.97 (57.4)
		28	6.26 (20.6)	6.37 (20.9)	17.83 (58.5)
6	*I. galbana*:*T. pseudonana*	4	17.58 (64.3)	3.63 (13.3)	6.14 (22.4)
		7	13.98 (24.3)	9.76 (16.9)	33.80 (58.7)
		10	27.94 (52.4)	7.20 (13.5)	18.17 (34.1)
		13	12.21 (25.8)	5.81 (12.3)	29.37 (62.0)
		16	7.95 (17.6)	11.21 (24.8)	25.98 (57.6)
		19	7.23 (19.0)	4.75 (12.5)	26.07 (68.5)
		22	5.97 (18.4)	5.19 (16.0)	21.33 (65.7)
		25	5.06 (15.8)	6.97 (21.7)	20.05 (62.5)
		28	8.74 (24.2)	4.95 (13.7)	22.45 (62.1)
7	*T. suecica*:*T. pseudonana*	4	5.54 (35.6)	4.78 (30.7)	5.27 (33.8)
		7	7.77 (18.6)	7.47 (17.9)	26.57 (63.5)
		10	15.16 (28.1)	8.43 (15.6)	30.40 (56.3)
		13	11.65 (30.0)	4.81 (12.4)	22.34 (57.6)
		16	17.17 (32.7)	7.79 (14.8)	27.55 (52.5)
		19	7.23 (26.5)	3.94 (14.4)	16.12 (59.1)
		22	5.86 (19.1)	4.71 (15.4)	20.09 (65.5)
		25	3.78 (12.4)	6.65 (21.9)	19.97 (65.7)
		28	5.31 (15.4)	9.14 (26.5)	19.98 (58.0)

TABLE 17. The levels of total lipids, total carbohydrate and proteins in "starved"spat of *C. gigas*, expressed as $\mu g.mg^{-1}$ dry weight, as well as percentage of the total,indicatedin brackets.

Day after settlement	Total lipids	Total carbohydrate	Proteins
4	22.10 (44.8)	4.82 (9.8)	22.36 (45.4)
7	15.37 (37.9)	4.63 (11.4)	20.53 (50.7)
10	.45 (2.3)	3.59 (18.4)	15.51 (79.3)
13	5.37 (-)	3.73 (-)	- (-)
16	8.09 (-)	- (-)	9.07 (-)
19	.80 (7.1)	4.62 (40.8)	5.91 (52.2)
22	1.00 (4.2)	5.96 (25.2)	16.69 (70.6)

overall low values for the concentration of total organic matter at that time (Tables III and IV). Protein concentration in "starved" oysters showed a marked decline with time, and mean values were lower than those for fed oysters, which was to be expected (Table IV). However, the contribution of proteins to total organic matter was very high, compared to the low lipid levels. Fluctuations in the concentration of the biochemical constituents within each treatment were too wide to be able to attribute any differences to the type of diet.

DISCUSSION

The spat stage in the life cycle of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, has been chosen as a study organism since under favourable conditions, the growth rate is very much greater than that of adult oysters; therefore, both metabolic change and shell growth can be easily analysed and observed.

Several studies have been undertaken on the differences in nutritive value of algal species, such as *T. pseudonana* and *P. tricornutum*, by considering the fatty acid composition of the algae (EPIFANIO *et al.*, 1981), by measuring shell growth of the consumer species such as WALNE (1970) has done for *O. edulis* and *C. gigas*, by altering the algal ration (URBAN *et al.*, 1983), or by analysis of the gross biochemical composition of the algae, such as that performed by EPIFANIO (1979) for *I. galbana* and *T. pseudonana*.

The algae chosen in the present study are those most commonly used as food organisms in commercial nurseries, *T. suecica*, *T. pseudonana*, and *I. galbana*; they are known to support good oyster growth and are themselves relatively easy to culture. The algae were always harvested and used as food for oyster spat between day 3 and day 6 after inoculation to eliminate any possible change in the nutritive value of the algae due to its age (WILSON, 1979; WALNE, 1970). A minimum time period was especially chosen for harvest such that the algal culture was in an early exponential phase of growth, and that production of any stimulatory or inhibitory substance by the algae would be prevented. The latter was suggested as a possible phenomenon by WILSON (1979). As for grazing rates, they were fairly close to optimum, since spat were fed up to a maximum of 300 cells.μl^{-1} in the fourth week. This agrees with other studies (HOLLAND and HANNANT, 1974; WALNE, 1970; WILSON, 1979).

Spat Growth

Shell growth was apparent in oysters of all treatments; even those relying solely on their internal reserves showed significant shell deposition (fig. 1). This agreed with HOLLAND and SPENCER (1973) who recorded shell deposition in *O. edulis* spat during starvation. Oyster spat were seen to withstand lack of nutrition very well. Less than 5% mortality occurred in the first 3 weeks and it is only in the last week that high mortality was observed, explaining the shorter experimental period of 22 days. Shell growth rate differed with respect to the type of algal diets (fig. 1); it would be interesting to continue such a study and consider in more detail the shape of the growth curve obtained. By simply looking at those of oysters fed diet 1 and 2, a difference in growth rate appeared towards the last week. The oyster spat were of similar sizes at day

1, and of the same brood, such that the type of diet may very well be one of the main factors.

The final values of total dry weight, except for perhaps oysters fed diet 7, were much lower than those obtained by HOLLAND and HANNANT (1974) for O. edulis spat; at day 25 total freeze-dried weight was of 1.2 $mg.spat^{-1}$, whereas the range for C. gigas in this study, was of 0.3 $mg.spat^{-1}$ for diet 1 to 1.0 $mg.spat^{-1}$ for diet 7, with a mean dry weight of 0.5 $mg.spat^{-1}$. The discrepancy between the two studies may be due to either the difference in species or to the actual "vigour" of the oyster batch.

It was observed that shell growth values did not always coincide with total dry weight measurements. Therefore by simply considering the former, the "nutritive value" of an algal diet may not be assessed. An estimated value of flesh weight and the determination of the build up in reserves are necessary. This is best illustrated in the "starved" group of oysters where although shell deposition occurred, a 42.9% decrease in total dry weight was measured due to the use of, at first, total lipids and later proteins, as respiratory substrate. In the fed spat, the concentration of organic weight increased with the experimental period; however, this accumulation of biochemical components occurred at different rates depending on the type of diet given, as was seen in spat fed diet 4 and those fed diet 5 (Table II). The algal mixture of the three species was evidently best for the overall growth-i.e. shell growth and organic component build-up-.

The rate of increase in the concentration of organic composition is difficult to define precisely with the present data; for example, oyster spat fed I. galbana as a sole component, exhibited a slower shell growth, yielding a lower growth rate value ($mg.spat^{-1}.month^{-1}$), and a relatively higher value of organic weight. Similarly in O. edulis, both shell weight and organic matter weight per spat increased rapidly post-metamorphosis, but shell growth was found to increase proportionately faster resulting in the drop in concentration of organic matter from 267.7 $\mu g.mg^{-1}$ to 58.9 $\mu g.mg^{-1}$ 25 days after settlement (HOLLAND and SPENCER, 1973). This was a much greater change than that obtained for C. gigas (Table II); although shell weight and organic weight increase after settlement, the increase is less than in O. edulis, and the shell increased at a slightly faster rate than the organic matter weight proportionately, such that the apparent change in concentration was less.

The accumulation of biochemical components and the percentage composition of the separate components relative to the concentration of total organic weight is interesting to note in the view of the metabolic changes taking place in oysters after metamorphosis. Oyster larvae are known to have a lipid-based metabolism. The change in type of metabolism occurs after metamorphosis (HOLLAND and HANNANT, 1974). A general trend was seen in C. gigas spat, where total lipids level decreased simultaneously with the increase of total carbohydrate content. This period of changeover may be affected by the type of diet; in the results obtained, a general decline in lipids, and increase in carbohydrate percentage was determined (Table III), however the effect of diet given was not seen. A longer experimental period would be necessary.

The percentage of proteins was very high. The calculated levels were slightly lower than those obtained by HOLLAND and SPENCER (1973) for O. edulis spat. These authors reported an increase from 59.3% at metamorphosis to 67.9% 25 days after settlement. The exceptional lower protein level recorded on day 4 after settlement, which occurred in all treatments, but the "starved" group, may be characteristic of the species, where proteins rather than lipids would be primarily used during metamorphosis (BARTLETT, 1979).

In "starved" oyster spat, the total carbohydrate levels were very low, but the concentrations in larvae of carbohydrate are also very low, and cannot be relied upon as a major energy reserve; "starving "oyster spat at this time would consequently inhibit the build-up of such reserves which would occur under normal circumstances. This agreed with HOLLAND and SPENCER (1973) who found little evidence of polysaccharide material being used as an energy source at this stage for the flat oyster O. edulis, in contrast to the adult of the same species.

Acknowledgments

I wish to thank Professor A.P.M. Lockwood for his guidance, Dr. I. Laing and Dr. M. Helm for their help and advice throughout this project. My thanks are also due to Mark and Penny Dravers of Guernsey Sea Farms, for their generous supply of oyster spat, and their valuable help in setting up the experiment. I wish to thank Dr. E. His and Dr. A. Ansell for their constructive criticisms in the writing up of this paper.

REFERENCES

BARTLETT, B.R., 1979. Biochemical changes in the Pacific oyster Crassostrea gigas (Thunberg, 1795) during larval development and metamorphosis. Proc. Nat. Shellfish Assoc., 69 : 202 (Abst).

EPIFANIO, C.E., 1979. Growth in bivalve molluscs: Nutritional effects of two or more species of algae in diets fed to the American oyster, Crassostrea virginica (Gemlin) and the hard clam, Mercenaria mercenaria (L.) Aquaculture 18 : 1-12.

EPIFANIO, C.E., C.C. VALENTI, C.L. TURK, 1981. A comparison of Phaeodactylum tricornutum and Thalassiosira pseudonana as foods for the oyster, Crassostrea virginica. Aquaculture 23 : 347-353.

HOLLAND, D.L., P.J. HANNANT, 1974. Biochemical changes during growth of the spat of oyster, Ostrea edulis L. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 54 : 1007-1016.

HOLLAND, D.L., B.E. SPENCER, 1973. Biochemical changes in fed and starved oyster, O. edulis L. during larval development, metamorphosis and early spat growth. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 53 : 287-298.

LANGDON, C.J., M.J. WALDOCK, 1981. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of Crassostrea gigas (Thunberg) spat. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 61 : 431-448.

MANN, R., 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in C. gigas and O. edulis grown at sustained elevated temperature. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 59 : 95-110.

MANN, R., S.M. GALLAGER, 1985. Physiological and biochemical energetics of larvae of Teredo navalis L. and Bankia gouldi (Bartsch) (Bivalvia : Teredinidae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 85 : 211-228.

MASSON, M., 1977. Observations sur la nutrition des larves de Mytilus galloprovincialis avec des aliments inertes. Marine Biology, 40 : 157-164.

URBAN, E.R. Jr., G.D. PRUDER, C.J. LANGDON, 1983. Effect of ration on growth and growth efficiency of juveniles of Crassostrea virginica (Gemlin). J. of Shellfish research, 3(1) : 51-57.

WALNE, P.R., 1970. Studies on the food value of nineteen genera of algae to juvenile bivalves of the genera Ostrea, Crassostrea, Mercenaria, and Mytilus. Fishery Investigations Series II, Vol XXVI, No. 5.

WALNE, P.R., R. MANN, 1975. Growth and biochemical composition of Ostrea edulis and Crassostrea gigas. in 9th Europ. Mar. Biol. Symp., H. BARNES ed., Aberdeen University press : 587-607.

WILSON, J.H., 1979. Observations on the grazing rates and growth of O. edulis L. larvae when fed algal cultures of different ages. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 38 : 187-199.

HALIOTIS, 16 (1987) : 427 - 437

CROISSANCE ET INDICE DE CONDITION DE L'HUITRE PLATE OSTREA EDULIS ELEVEE EN MER ET EN ETANG SUR LA COTE MEDITERRANEENNE

par

Philippe PAQUOTTE, Jacques MORICEAU
Laboratoire Ressources Aquacoles, IFREMER, 1 rue Jean Vilar, 34200 Sète (France)

ABSTRACT : GROWTH AND CONDITION INDEX OF THE FLAT OYSTER OSTREA EDULIS BRED IN OPEN SEA AND IN LAGOON ON THE MEDITERRANEAN COAST.

A survey of the growth and the condition index of the flat oyster Ostrea edulis has been realized in the Thau lagoon and in the open sea. From april to november, the growth in the open sea is less important than in the lagoon. In winter, there is no break in growth but it is necessary to avoid the settlement of mussels by breeding the oysters near the bottom. In these conditions, the growth during a yearly cycle in the lagoon and in the open sea are very close, while the condition index is higher in the open sea.

Key words : Ostrea edulis, growth, condition index, Thau lagoon, open sea, Mediterranea.

RESUME :

Un suivi de la croissance et de l'indice de condition de l'huître plate Ostrea edulis a été réalisé dans l'étang de Thau et en mer ouverte au Cap d'Agde. Entre avril et novembre, la croissance en mer ouverte est inférieure à celle obtenue en étang. En hiver, il n'y a pas d'arrêt de croissance en mer ouverte mais il faut s'affranchir du captage de moules en pratiquant l'élevage sur le fond. Dans ces conditions, la croissance sur un cycle annuel est très proche en mer et en étang tandis que l'indice de condition est plus élevé en mer.

Mots clés : Ostrea edulis, croissance, indice de condition, etang de Thau, mer ouverte, Méditerranée.

INTRODUCTION

La production conchylicole en mer ouverte dans le golfe du Lion a atteint 1 000 tonnes en 1986 mais ne concerne pour l'instant que la moule Mytilus galloprovincialis. Des essais de diversification sont en cours et portent en particulier sur l'huître plate Ostrea edulis. La production d'huîtres plates en France a considérablement diminué à la suite de l'apparition en Bretagne de deux épizooties successives dues à Marteilia en 1970 puis à Bonamia en 1979 (MEURIOT et GRIZEL, 1985). En dépit d'un phénomène de substitution par l'huître creuse Crassostrea gigas, la demande en huître plate reste forte sur le marché français.

Jusqu'à présent, aucune action pathogène de la part de ces parasites ne s'est manifestée dans les lagunes du littoral méditerranéen français, hormis en Corse, ni dans le golfe du Lion (COMPS, com. pers.). Mais l'élevage de l'huître plate reste limité dans l'étang de Thau à cause de la grande sensibilité de l'espèce aux brusques variations du milieu lagunaire qui entraînent des mortalités soudaines et massives (RAIMBAULT, 1964). Le milieu mer ouverte apparaît beaucoup plus stable tout en offrant un fort potentiel biologique comme le montrent les excellents résultats en mytiliculture (VIDAL GIRAUD, 1983). Par ailleurs, l'importance des possibilités de captage d'huître plate est connue depuis longtemps (RAIMBAULT, 1974) et témoigne de l'existence de gisements naturels en mer très abondants.

Dans le cadre d'un programme d'essais visant à la valorisation de ce naissain, l'aptitude de l'huître plate au grossissement en mer ouverte a été testée afin de mettre en évidence les contraintes biologiques et technologiques liées à son élevage. Pour cela, un suivi de la croissance et de l'indice de condition a été réalisé en mer ouverte et en étang en 1985 et 1986.

MATERIEL ET METHODES

Ces essais ont porté sur de jeunes huîtres plates pêchées dans l'étang de Thau et âgées de 18 mois environ, réparties en lots de poids total identique.

Le site en mer ouverte se trouve au Cap d'Agde (fig.1) dans une zone de production mytilicole sur des fonds de vingt mètres, à 2 milles au large. En 1985, la structure d'élevage a été une filière de fond constituée de chaîne et de corps morts. Les huîtres ont été collées au ciment trois par trois à des profondeurs différentes (8 mètres, 13 mètres et 18 mètres) par lot de 42 individus pour chaque profondeur, sur des cordes maintenues verticales par des flotteurs de chalut. En 1986, en réponse aux problèmes techniques posés par l'utilisation de la filière de fond (mauvaise tenue à la mer et nécessité d'intervenir en plongée), deux autres modes d'élevage ont été testés: une filière de subsurface de type mytilicole (VIDAL GIRAUD, 1983) et une structure de fond de type conteneur métallique. Sur la filière de subsurface, les huîtres ont été collées sur corde à raison de 60 huîtres par corde et suspendues à une profondeur moyenne de 8 mètres. Sur le conteneur, les huîtres ont été réparties en pochons ostréicoles à raison de 60 huîtres par pochon et immergées à la profondeur de 18 mètres.

Dans l'étang de Thau, deux points ont été retenus en 1985, l'un en zone A, l'autre en zone C (fig.1). En 1986, un seul point a pu être retenu, situé en bordure de la zone C et de la zone B (fig.1). Les huîtres ont été collées sur corde à raison de 60 huîtres par corde et suspendues sur table conchylicole (MARTEIL, 1979).

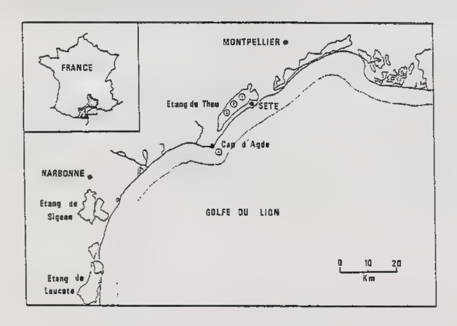


Fig. 1.- Le littoral du golfe du Lion et localisation des essais dans l'étang de Thau en 1985 en zone A (1) et en zone C (3), en 1986 (2) et en mer ouverte au Cap d'Agde (4).

Un suivi mensuel a porté sur les animaux et un suivi bimensuel sur le milieu:

- poids, indice de condition de Medcoff-Needler ($\frac{\text{poids de chair sèche}}{\text{volume intervalvaire}}$ x 1000), développement des épibiontes et mortalité,

- température de l'eau et teneur en chlorophylle a (dosage par spectrophotométrie après filtration sur 50 µ et calcul par la formule SCOR-UNESCO 1966 - données LAFFONT 1985 et TOURNIER 1986).

RESULTATS

DEVELOPPEMENT DES EPIBIONTES

Le développement des épibiontes (tabl.1) est un facteur déterminant dans le déroulement des essais et conditionne l'interprétation de tous les résultats.

1985

	Thau A	Thau C	Agde - 8 m	Agde - 13 m	Agde - 18 m
Juin	+	0	++	+	0
Juillet	++	0	++	++	+
Août	++	+	+++	++	+
Septembre	++	+	+++	+++	++
Octobre	++	+	+++	+++	++
Novembre	++	+			

1986

	Thau	Agde - 8 m	Agde - 18 m
Juillet	0	0	0
Août	+	0	
Septembre	+	+	
Octobre	+	+	0
Novembre	+	+	
Décembre	+	++	0 (Février)

Tabl. I.- Développement des épibiontes sur les élevages d'huître plate dans l'étang de Thau et en mer ouverte.

En 1985, le phénomène le plus marquant est l'importance des fixations de moules en mer ouverte. Dès la fin du mois de juin, des moules d'une taille de 5 mm sont observées surtout vers la surface. Au mois d'août, les huîtres sont complètement recouvertes à 8 mètres et à 13 mètres par des moules de 20 mm, et en octobre seules les huîtres les plus profondes sont encore visibles, ce qui entraîne l'arrêt des essais en mer. En 1986, sur les élevages en mer à 8 mètres de profondeur, on observe surtout le développement d'hydraires (Tubularia) qui deviennent très abondants à partir de novembre et entraînent une accumulation de vase sur les huîtres. En revanche, les huîtres placées en mer sur le fond à 18 mètres restent parfaitement propres.

Dans l'étang de Thau, on observe également le développement d'epibiontes, plus abondant dans la zone A que dans la zone C, mais il y a une grande diversité d'espèces fixees : ascidies, balanes, moules, naissain d'huître creuse, algues.

CROISSANCE

Les mesures de la taille et du poids en début et en fin d'élevage (tabl.2) révèlent des différences de croissance significatives entre les sites.

Site	Annee	Periode d'élevage	Taille initiale mm	Taille finale mm	Poids initial g	Poids final g
Thau A	1985	17 avril - 7 janvier	36	71	8	62
Thau C	1985	17 avril - 7 janvier	36	56	8	31
Agde - 18 metres	1985	17 avril - 28 octobre	36	55	8	31
Agde - 13 mètres	1985	17 avril - 28 octobre	36	50	8	22
Agde - 8 metres	1985	17 avril - 28 octobre	36	51	8	21
Thau	1986	24 juin - 9 décembre	46	63	13	45
Agde - 18 mètres	1986	24 juin - 24 février	46	65	13	47
Agde - 8 metres	1986	24 juin - 16 décembre	46	59	13	38

Tabl. 2.- Taille et poids initial et final des huîtres plates dans les différents sites.

En 1985, à la fin du mois d'octobre, au moment de l'arrêt de l'élevage en mer, les poids moyens des différents lots sont de 54 g en zone A de l'étang de Thau, 30 g en zone C et en mer à la profondeur de 18 mètres, 23 g en mer aux profondeurs de 8 m et 13 m.

En 1986, au mois d'octobre, les poids moyens sont de 39 g pour l'étang de Thau, 31 g en mer à la profondeur de 18 mètres et 26 g à la profondeur de 8 mètres. Les animaux placés en mer à - 18 mètres n'ont pu être mesurés par la suite qu'au mois de février 1987 et leur poids moyen à cette date est de 47 g.

Dans tous les cas, la dispersion des poids à l'intérieur des lots reste importante avec un coefficient de variation de 30 %.

En 1985, dans la zone A de l'étang de Thau, on observe (fig.2) une phase de croissance estivale très rapide, plus marquée qu'en zone C et qui n'apparaît pas en mer ouverte. Par ailleurs, la croissance est très ralentie en étang à partir du mois de novembre. En 1986, on retrouve dans l'étang de Thau (fig.3) une phase de croissance estivale rapide et un ralentissement à partir de la fin de l'automne. La croissance en mer est plus régulière et le poids de 47 g atteint en fevrier par les huîtres placées à - 18 mètres montre qu'il n'y a pas de ralentissement de croissance hivernal.

En 1985, le gain de poids mensuel moyen entre avril et novembre est de 7 g en zone A de l'étang de Thau, 3,5 g en zone C et en mer à - 18 mètres, 2,3 g en mer à - 13 mètres et - 8 mètres. En 1986, le gain de poids mensuel moyen entre juillet et décembre est de 5,7 g dans l'étang de Thau et 4,3 g en mer à - 8 mètres. En mer, à - 18 mètres, le gain de poids mensuel moyen entre juillet et février est de 4,2 g.

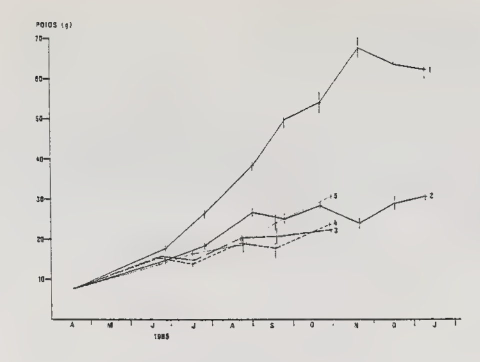


Fig. 2.- Croissance pondérale en 1985 en zone A de l'étang de Thau (1), en zone C (2), en mer à - 8 m (3), à - 13 m (4) et à - 18 m (5).

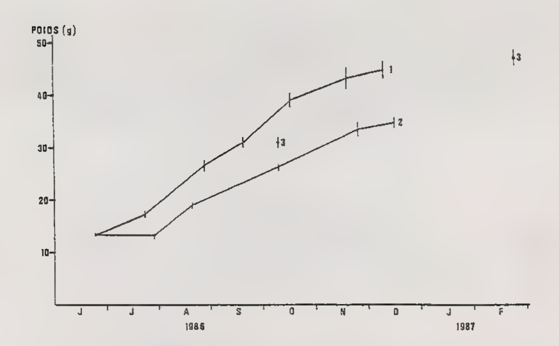


Fig. 3.- Croissance pondérale en 1986 dans l'étang de Thau (1), en mer à - 8 m (2) et à - 18 m (3).

EVOLUTION DE L'INDICE DE CONDITION

En 1985, l'indice de condition (fig.4) reste proche de 100 dans la zone A de l'étang de Thau. Il est compris entre 60 et 80 dans la zone C avec un minimum fin septembre. En mer, l'indice est de l'ordre de 140 jusqu'à la fin du mois de juillet, puis se dégrade de manière irréversible jusqu'à atteindre la valeur de 80 à - 18 mètres et 60 à - 8 mètres et - 13 mètres. La maturation des gonades puis l'émission des larves a lieu de juillet à septembre (présence d'huîtres de couleur gris-ardoisé). En 1986, l'indice de condition (fig.5) des huîtres dans l'étang de Thau est proche de 80 en juillet puis de 110 par la suite. En mer, à la profondeur de 8 mètres, l'indice reste voisin de 100 jusqu'à novembre et dépasse 120 en décembre. La période de reproduction se poursuit en mer ouverte jusqu'en octobre.

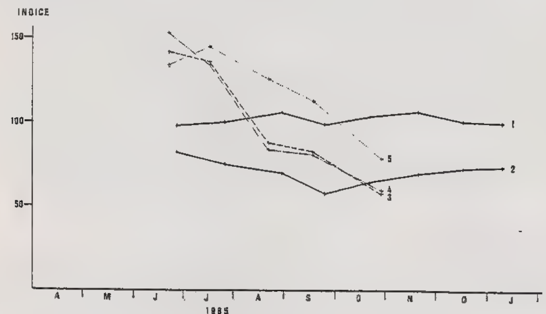


Fig. 4.- Evolution de l'indice de condition en 1985 en zone A de l'étang de Thau (1), en zone C (2), en mer à - 8 m (3), à - 13 m (4) et à - 18 m (5).

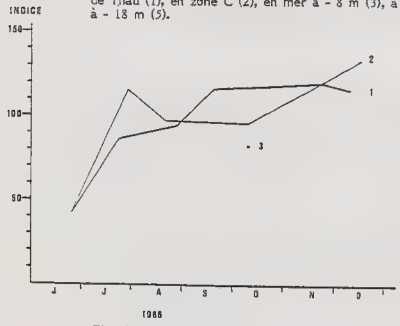


Fig. 5.- Evolution de l'indice de condition en 1986 dans l'étang de Thau (1), en mer à - 8 m (2) et à - 18 m (3).

MORTALITE

Dans tous les cas, la mortalité est de l'ordre de 10 %. Elle apparaît surtout en début d'élevage et aussi dans l'étang de Thau à la fin de l'été.

CONDITIONS DE MILIEU

Les températures relevées dans l'étang de Thau (fig. 6 et 7) sont très voisines en 1985 et 1986 et peu de différences apparaissent entre les zones. Entre mai et octobre, la température est plus élevée en étang, où elle peut dépasser 25°C, qu'en mer ouverte où elle atteint au plus 20°C. Ce phénomène s'inverse entre octobre et mai où la température en étang peut descendre jusqu'à 5°C alors qu'elle reste supérieure à 10°C en étang. En hiver, il n'y a pas de différence de température en mer en fonction de la profondeur, mais une stratification thermique apparaît progressivement en été. En août, la température à 8 mètres de profondeur est supérieure de 5°C à celle mesurée à 18 mètres.

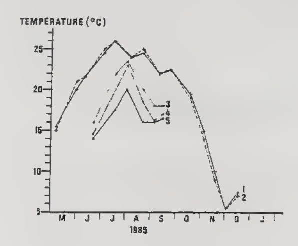


Fig. 6.- Température de l'eau en 1985 en zone A de l'étang de Thau (1), en zone C (2), en mer à - 8 m (3), à - 13 l (4) et à - 18 m (5).

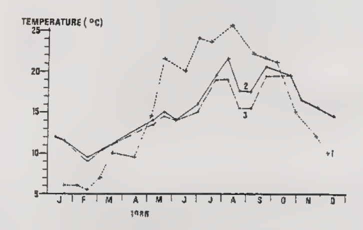


Fig.7 .- Température de l'eau en 1986 dans l'étang de Thau (1), en mer à - 8 m (2) et à - 18 m (3).

En 1985, la quantité de chlorophylle a est proche de 2 mg/m³ en zone A comme en zone C de l'étang de Thau. Les valeurs relevées en mer sont de l'ordre de 0,5 mg/m³ et atteignent 3 mg/m³ en octobre à - 18 mètres. En 1986, la quantité de chlorophylle a dans l'étang de Thau à l'emplacement des essais (fig.8) est en moyenne de 1,5 mg/m³. En mer ouverte (fig.9), cette quantité reste proche de 0,5 mg/m³ avec quelques valeurs plus fortes, de l'ordre de 1,5 mg/m³ à la fin de l'été à la profondeur de 18 mètres.

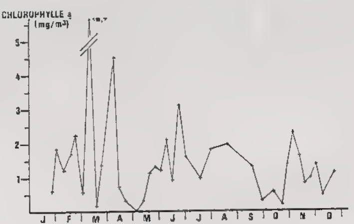


Fig. 8.- Teneur du milieu en chlorophylle a en 1986 dans l'étang de Thau.

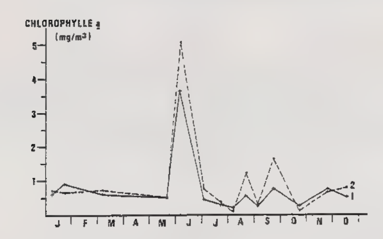


Fig. 9.- Teneur du milieu en chlorophylle a en 1986 en mer ouverte au Cap d'Agde à - 8 m (1) et - 18 m (2).

DISCUSSION

Etant donné la grande hétérogénéité spatiale de l'étang de Thau en ce qui concerne la croissance des coquillages (LE DANTEC et RAIMBAULT, 1965), il est important d'évaluer la représentativité des sites retenus dans cette étude. Le suivi de croissance de l'huître creuse effectué en 1985 et 1986 dans l'étang de Thau (LANDREIN, 1986) montre que :

- la croissance des huîtres a été dans l'ensemble très proche en 1985 et en 1986,

- le point retenu en zone A en 1985 représente une partie de l'étang très favorable à l'élevage, le point retenu en zone C en 1985 représente une partie beaucoup moins favorable et enfin le point retenu en 1986 est représentatif de la moyenne de l'étang de Thau.

Le gain de poids mensuel moyen du printemps à la fin de l'automne mesuré en 1985 et en 1986 dans l'étang de Thau ne s'éloigne pas des résultats des études précédentes : 4 g en zone C et 5 g en zone B (BARTOLOME, 1984), 6,5 g en bordure de zone C et de zone B (RAIMBAULT, 1964). Ces valeurs sont à rapprocher de celles obtenues en suspension en milieu semi-ouvert en Atlantique : 3 g sur la côte sud de l'Angleterre (ASKEW, 1972) et 4,6 g en Galice espagnole (GONZALEZ, 1985). En Bretagne, pour des huîtres de 18 mois, le gain de poids mensuel moyen sur une année entière est de 1 à 2 g en terrain découvrant (MARTEIL, 1979) et de 2 à 3 g en eau profonde (IFREMER La Trinité, 1986). Les performances de croissance de l'huître plate dans l'étang de Thau, et en particulier dans la zone A la plus profonde et la plus proche de la principale communication avec la mer, sont donc supérieures à ce qui est observé dans la plupart des autres sites d'élevage.

Les précédentes études de croissance en mer ouverte dans le golfe du Lion ont donné comme résultat un gain de poids mensuel moyen de 8 g à 8 mètres et 4 g à 20 mètres (RAIMBAULT, 1976), mais de 3,5 g à 5 mètres et 3 g à 15 mètres dans le cas d'un élevage couvert de moules épibiontes dès le mois de mai (JACQUEMOND, 1983). Ce captage de moules a lieu chaque année de janvier à juin et bien qu'il se manifeste préférentiellement à moins de dix mètres de profondeur, on observe un déplacement des moules vers le fond le long des structures d'élevage.

Comme l'indique RAIMBAULT (1964), l'abondance des épibiontes est un bon indicateur de la richesse du milieu, ce qui se traduit dans l'étang de Thau par de meilleurs résultats de croissance en zone A qu'en zone C. En mer, en revanche, la prolifération des moules a un effet négatif sur le développement des huîtres : compétition pour la nourriture disponible, compétition spatiale et gêne mécanique créée par l'enchevêtrement des byssus. En particulier, la chute de l'indice de condition en mer à partir du mois d'août en 1985 ne peut pas être attribuée au seul phénomène de ponte mais surtout à cette colonisation par les moules. En l'absence de moules épibiontes, l'indice de condition reste plus élevé en mer qu'en étang. Le recouvrement par les moules ne semble pas cependant avoir beaucoup d'effet sur la mortalité qui est restée dans tous les cas inférieure à celle observée sur des animaux de même taille (RAIMBAULT, 1964 ; GONZALEZ, 1985). L'utilisation d'une structure d'élevage sur le fond permet de s'affranchir de cette contrainte et de poursuivre un élevage en mer en dehors de la période juillet-décembre.

Comme l'ont décrit TOURNIER et al. (1982), les écarts thermiques entre les différentes zones conchylicoles de l'étang de Thau restent très faibles et ne permettent pas d'expliquer les différences de croissance observées. En milieu lagunaire ou semi-ouvert, de nombreux auteurs (RAIMBAULT, 1964 ; ASKEW, 1972 ; GONZALEZ, 1985) font mention d'un arrêt de croissance hivernal entre décembre et mars, qui n'apparaît pas en mer ouverte où les températures ne descendent pas aussi bas. KRICHEN (1981) constate le même phénomène avec la moule Mytilus galloprovincialis. En revanche, la croissance estivale très rapide observée dans l'étang de Thau peut être attribuée en partie aux températures plus élevées en étang qu'en mer pendant l'été. Cependant, en tenant compte de l'arrêt de croissance hivernal, le gain de poids mensuel moyen sur une année est de l'ordre de 4,5 g dans l'étang de Thau, ce qui est peu différent du résultat obtenu en mer ouverte à 18 mètres de profondeur.

La gamétogénèse et la ponte entraînent chez la jeune huître plate une baisse de l'indice de condition, inférieure toutefois à celle observée dans des conditions identiques chez l'huître creuse Crassostrea gigas (LANDREIN, 1986 ; MAGLIOCHETTI, 1983), mais pas de ralentissement de croissance que ce soit en mer ou en étang. La nourriture disponible dans le milieu ne semble donc pas être ici un facteur limitant pour la croissance pendant la période de reproduction, contrairement à ce qui a pu être observé dans d'autres sites (DESLOUS-PAOLI, 1982). Les mesures de la quantité de chlorophylle a effectuées par LAFFONT (1985) et TOURNIER (1986) montrent que l'étang de Thau est en moyenne plus riche que le milieu mer ouverte, lui-même un peu plus riche à 18 mètres qu'à 8 mètres. Mais en l'absence de données sur la courantologie, on ne peut pas connaître le potentiel nutritif réel du milieu mer ouverte par rapport à celui de l'étang de Thau, et l'influence respective de la température et de la nourriture disponible sur la croissance de l'huître plate reste difficile à établir.

CONCLUSION

Ces essais ont permis de mettre en évidence une contrainte fondamentale pour l'élevage en mer ouverte de l'huître plate Ostrea edulis dans le golfe du Lion qui est le captage de moules et dont on ne peut s'affranchir qu'en pratiquant un cycle court "d'affinage" sur filière de subsurface entre juillet et décembre ou en utilisant une structure d'élevage sur le fond de type conteneur métallique.

Il est désormais possible d'étudier un cycle d'élevage complet et de chercher à modéliser la croissance de l'huître plate en mer et en étang en intégrant les facteurs température de l'eau et richesse nutritive du milieu. Pour ce dernier facteur, une étude de la courantologie s'avère nécessaire.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ASKEW, C.G., 1972. The growth of oysters Ostrea edulis and Crassostrea gigas in Emsworth harbour. Aquaculture, I : 237-259.

BARTOLOME, C., 1984. Développement de la conchyliculture en mer. Programme de recherche d'accompagnement. Bilan préliminaire ; Mémoire d'ingéniorat U.S.T.L. Montpellier: 131 p.

LE DANTEC, J., et RAIMBAULT, R., 1965. Croissances comparées des huîtres portugaises (Bassin d'Arcachon - Etangs méditerranéens). Science et Pêche, Bull. inform. Inst. Pêches marit., n° 140 : 1-8.

DESLOUS-PAOLI, J.M., 1982. Croissance et qualité de l'huître Crassostrea gigas en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. Téthys, 10 (4) : 365-371.

GONZALEZ, R., et GONZALEZ, G., 1985. Experiencia sobre cultivo en batea de la ostra plana (Ostrea edulis), en la Ria de Arosa (Galicia). Bol. Inst. Esp. Oceanog. 2 (2) : 9-16.

IFREMER La Trinité, 1986. Relance de l'huître plate. Rapport d'avancement des travaux. Rapport IFREMER DRV 86-02 : 30 p.

JACQUEMOND, F., 1983. Essais de prégrossissement et grossissement de l'huître plate Ostrea edulis au large des côtes du Languedoc-Roussillon ; D.E.A. U.S.T.L. Montpellier : 36 p.

KRICHEN, Y., 1981. Contribution à l'étude de la conchyliculture en mer ; Mémoire 3ème cycle I.N.A.T. Tunis : 222 p.

LAFFONT, J.M., 1985. Approche d'une évaluation de l'alimentation des mollusques en élevage dans l'étang de Thau. D.E.S.S. Université de Montpellier : 84 p.

LANDREIN, S., à paraître. Croissance et qualité de l'huître creuse Crassostrea gigas en élevage dans l'étang de Thau. Rev. Trav. Inst. Pêches marit.

MAGLIOCHETTI LOMBI, P., PERDICARO, R., et BIANCHINI, M., à paraître. Hydrologic and trophic conditions of the Marano-Grado lagoon (Northern Italy) relatively to oysters populations (Ostrea edulis and Crassostrea gigas).

MARTEIL, L., 1979. La conchyliculture française. L'ostréiculture et la mytiliculture. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 43 (1) : 5-130.

MEURIOT, E., et GRIZEL, H., 1984. Note sur l'impact économique des maladies de l'huître plate en Bretagne. Rapp. techn. ISTPM, 12 : 19 p.

RAIMBAULT, R., 1964. Croissance des huîtres atlantiques élevées dans les eaux méditerranéennes françaises. Science et Pêche, Bull. inform. Inst. Pêches marit., n° 126 : 1-8.

RAIMBAULT, R., et ARNAUD, P., 1974. L'huître plate Ostrea edulis en mer Méditerranée et les possibilités de son exploitation. Rapp. Comm. int. Mer Médit., 22 (6) : 25-27.

RAIMBAULT, R., 1976. Expériences de captage de naissains et d'élevage d'huîtres en mer près de Port-la-Nouvelle en 1975. Rapport interne I.S.T.P.M. : 7 p.

TOURNIER, H., HAMON, P.Y., et LANDREIN, S., 1982. Synthèse des observations réalisées par l'I.S.T.P.M. sur les eaux et le plancton de l'étang de Thau de 1974 à 1980. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 45 (4) : 283-318.

TOURNIER, H., à paraître. La chlorophylle dans les eaux de l'étang de Thau. Rev. Trav. Inst. Pêches marit.

VIDAL-GIRAUD, B., 1983. Le développement de la conchyliculture en mer en Languedoc-Roussillon. Rapport CEPRALMAR : 65 p.

HALIOTIS, 16 (1987) : 439 - 451

QUELQUES MODELES DE CROISSANCE APPLIQUES A DES MOLLUSQUES.

par

Jean-Claude MORETEAU

Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie, Bât. 442, Université Paris-Sud, 91405 ORSAY Cedex, France.

ABSTRACT : **SOME GROWTH MODELS ON SOME MOLLUSCA.**

Works on the growth of Mollusca which make little account of models cannot be easily be exploited for they are not comparable with others. The growth model by von BERTALANFFY is the most utilised but is this because it is the most adjusted or the more used ? Data obtained from Littorina nigrolineata (Prosobranchiata) and Pinna nobilis (Eulamellibranchiata), enable the testing of different growth models with 2 parameters :

von BERTALANFFY : $l_t = L \cdot (1 - e^{-k \cdot (t - to)})$

VERHULST (= logistic) : $l_t = L / (1 + e^{-k \cdot (t - to)})$

GOMPERTZ : $l_t = L \cdot e^{-e^{-k \cdot (t - to)}}$

or with 3 parameters :

NELDER : $l_t = L \cdot (1 + n \cdot e^{-k \cdot (t - to)})^{-1/n}$

Computing methods and biological meaning of parameters are compared. According to the expected utilization of growth model (descriptive, comparative, predictive) the choice of the most appropriate model may differ.

Key-Words : Littorina nigrolineata, Pinna nobilis, Growth models, Biomathematics.

RESUME :

Les travaux sur la croissance des Mollusques qui n'utilisent pas une modélisation sont difficilement exploitables car peu comparables à d'autres travaux. La presque totalité des travaux utilise le modèle attribué à von BERTALANFFY. Ce modèle est-il le plus utilisé car le plus adapté ou car le plus habituel ? A partir de données obtenues sur Littorina nigrolineata (Prosobranche) et sur Pinna nobilis (Eulamellibranche) on a testé la faculté de description correcte de la croissance de différents modèles à 2 paramètres :

von BERTALANFFY : $l_t = L \cdot (1 - e^{-k \cdot (t - to)})$

VERHULST (= Logistique) : $l_t = L / (1 + e^{-k \cdot (t - to)})$

GOMPERTZ : $l_t = L \cdot e^{-e^{-k \cdot (t - to)}}$

ou à 3 paramètres :

NELDER : $$l_t = L \cdot (1 + n \cdot e^{-k \cdot (t - to)})^{-1/n}$$

Les méthodes de calcul et la signification biologique des différents paramètres sont comparées. Selon l'utilisation prévue du modèle de croissance (descriptif, comparatif ou prédictif) le choix du modèle le plus approprié peut différer.

Mots clés : Littorina sp., Pinna nobilis, modèles de croissance, comparaison.

INTRODUCTION

Les travaux sur la croissance des Mollusques qui n'utilisent pas une modélisation sont difficilement exploitables car peu comparables à d'autres travaux. Le modèle le plus utilisé est celui attribué à von BERTALANFFY (1938) mais d'autres modèles ont été proposés, et parfois utilisés, par les auteurs. Pour être efficace un modèle doit être simple, autrement dit comporter le moins de paramètres possible, et donner des prédictions cohérentes. Ce sont généralement les mesures linéaires (dimension maximale ou stries d'accroissement) qui sont utilisées mais, le développement de la conchyliculture nécessite de connaître surtout le poids, c'est pourquoi on peut remarquer une tendance actuelle vers les modèles utilisant, à l'instar de ce qui se fait pour les poissons, le poids et non plus une dimension linéaire.

LES DIFFERENTS MODELES DE CROISSANCE

L'utilisation presque systématique du modèle de von BERTALANFFY pose un certain nombre de questions. Ce modèle est-il le plus utilisé car le mieux adapté ou car le plus simple à calculer ? N'existe-t-il pas un effet d'habitude, ou d'entraînement, dans son utilisation? La réponse à cette dernière question est affirmative. Ce modèle est le plus utilisé, il sert donc de référence et toute nouvelle donnée sur la croissance d'une espèce se trouve confrontée à ce modèle. Cependant, il faut remarquer le très faible nombre de travaux où le choix de ce modèle est fait après une étude comparative avec d'autres modèles de croissance. (KRUGER, 1978 chez Siliqua patula; HAUKIOJA & HAKALA, 1979 chez Anodonta piscinalis; SAGER, 1980 chez Siliqua patula; MENESGUEN et al., 1984 chez la Palourde).

Mis à part le cas particulier du modèle polynomial, tous les modèles proposés supposent une taille asymptotique, taille maximale atteinte par l'espèce. De nombreuses critiques ont porté sur cette taille asymptotique (RICKER, 1958; RICHARDS, 1959; YAMAGUCHI, 1975), mais la référence la plus classique reste celle de KNIGHT (1968) qui considère, à juste raison, que l'on ne doit pas attribuer de signification biologique à cette taille asymptotique. Tout travail utilisant un modèle à taille asymptotique signale ces réserves mais conserve une signification à cette taille. MENESGUEN et al. (1984) proposent une solution élégante qui consiste à calculer les paramètres du modèle en fixant une "zone de vraisemblance" pour la taille asymptotique.

Méthodes de calcul des paramètres

Le calcul des différents paramètres d'un modèle n'est pas aisé à pratiquer car, le plus souvent, les modèles sont établis pour prédire une taille en fonction d'un âge absolu. Hormis le cas de la conchyliculture on ne connaît pas, ou rarement, l'âge réel des animaux. Tout au plus dispose-t-on de séries de mesures faites à des intervalles de temps connus ce qui rend l'ajustement direct difficilement praticable.

Deux grandes méthodes graphiques sont couramment utilisées, celle décrite par FORD (1939), précisée par WALFORD (1946) et la méthode de GULLAND & HOLT (1959).

Dans la première de ces méthodes, on établit la relation entre la taille (l) au temps (t+1) en fonction de la taille au temps (t) :

$$l_{t+1} = a + b \cdot l_t$$

Diverses méthodes ont été proposées pour améliorer la précision de la détermination des paramètres du modèle de von BERTALANFFY à partir de cette droite (TOMLINSON & ABRAMSON, 1961; TANAKA & KIKUCHI, 1980). Le défaut majeur de cette méthode, pourtant très largement utilisée, est qu'elle nécessite des couples de mesures faites à intervalles constants. A partir de cette méthode générale, TANAKA & KIKUCHI (1980) ont développé différentes équations pour les principaux modèles de croissance.

La seconde méthode est basée sur l'analyse de la vitesse de croissance (dl/dt) en fonction de la taille moyenne (l) :

$$dl/dt = a + b \cdot l$$

Certains auteurs utilisent, pour l, la taille à l'origine plutôt que la taille moyenne (HUGHES & ROBERTS, 1980). Cette méthode et celles que l'on peut y rattacher (MANZER & TAYLOR, 1947 ou HANCOCK, 1965) présentent l'avantage sur la méthode de FORD-WALFORD de ne plus nécessiter des intervalles de temps égaux, ou sub-égaux, entre les mesures. C'est pourquoi, cette méthode est la seule utilisable dans un grand nombre de cas d'évolution modale. En revanche, elle présente l'inconvénient d'aboutir à des pourcentages de variance expliquée par le modèle très nettement inférieurs à ceux obtenus par la méthode précédente. Dans la méthode de FORD-WALFORD les erreurs portent sur l'ajustement au modèle et sur celles qui sont inhérentes aux mesures. Dans la méthode de GULLAND & HOLT, outre les erreurs sur l'ajustement au modèle, les erreurs commises sur les mesures interviennent pour la variation de la mesure (dl) et pour la mesure moyenne (l). C'est ainsi que, pour les grandes tailles, on peut même observer des vitesses de croissance négatives (BOUR et al., 1982). Par ailleurs, les variations des mesures utilisées dans la première méthode sont du même ordre (deux mesures) alors qu'elles sont très différentes dans la deuxième méthode (une moyenne de mesures et un rapport de mesures).

Le développement des moyens de calculs permet de s'affranchir de l'ajustement graphique puisqu'il existe de nombreux algorithmes de calculs permettant des ajustements non-linéaires directs. Pour ma part, j'utilise une adaptation personnelle d'un programme de calcul itératif basé sur l'algorithme de Marquardt à partir du programme HAUSS 59 (Département de Biométrie de l'I.N.R.A.) (JOLIVET, 1983). Il est donc aisé de réaliser des calculs complexes ce qui entraîne un risque nouveau c'est celui d'ajuster différents

modèles aux données et d'effectuer un choix à partir de résultats mathématiques qui n'ont qu'une valeur très relative.

A partir de données obtenues sur deux espèces de Mollusques : Littorina nigrolineata (Gastéropode, Prosobranche) et Pinna nobilis (Lamellibranche) l'ajustement à trois modèles de croissance (von BERTALANFFY, GOMPERTZ et VERHULST) est testé. Ces données avaient été décrites par le modèle de von BERTALANFFY (MORETEAU, 1981; MORETEAU et VICENTE, 1980, 1982) sans qu'il y ait une étude comparative de différents modèles.

Le modèle de von BERTALANFFY

L' expression la plus habituelle du modèle de von BERTALANFFY est la suivante :

$$l_t = L \cdot (1 - e^{- k \cdot (t - to)})$$

avec l_t = la taille au temps t, L = taille asymptotique, k = facteur de croissance et to = facteur de calage du modèle tel que, pour une taille d'origine (lo) t soit nul. Le calcul des paramètres L et k s'obtient aisément par les méthodes précédemment citées :

$$l_{t+1} = a + b \cdot l_t$$

avec k = - Log b et L = a / (1 - b) ou bien, en suivant DEBOUCHE (1979) :

$$dl/dt = k \cdot (L - l)$$

Il est alors nécessaire de procéder à un ajustement itératif mais l'on peut aussi utiliser la formule originale de GULLAND & HOLT. Le dernier paramètre à estimer est le temps théorique d'origine du modèle (to). PERKKIO & KESKINEN (1985) ont émis un certain nombre de considérations générales sur un choix du temps d'origine biologiquement justifiable. L'estimation se fait à partir de la taille d'origine (lo) qui peut être celle de la première capture ou la taille de l'animal à la ponte par exemple. Le calcul de ce temps d'origine se fait en utilisant le modèle d'une manière récurrente avec la taille d'origine. Le Tableau I donne les résultats obtenus selon les deux méthodes à partir de données obtenues par marquage chez Littorina nigrolineata (MORETEAU, 1981). La taille d'origine utilisée est celle du plus petit animal trouvé libre, soit 0,5 mm.

TABLEAU I

Comparaison des valeurs obtenues pour les paramètres k et L (en $mm.10^{-1}$) de l'équation de von BERTALANFFY selon différentes méthodes de calcul appliquées à Littorina nigrolineata. Sont aussi données la valeur de to (pour lo = 0,5 mm) et le pourcentage de variation (%v) expliqué par le modèle. (1): "méthode de FORD-WALFORD" calculée par les moindres carrés, (2): même méthode mais à l'aide du calcul itératif, (3): "méthode de GULLAND & HOLT" et (4): même méthode mais selon le calcul préconisé par DEBOUCHE.

param.	1	2	3	4
k	0,062	0,062	0,060	0,060
L	188,3	188,3	199,9	199,8
to	-0,43	-0,44	-0,42	-0,42
%v	99,0	99,0	74,6	74,6

On remarque immédiatement qu'il n'y a pas de différence, pour une même méthode, entre le calcul par itération ou le calcul selon la formule originale. En revanche, le pourcentage de variance expliqué selon l'une ou l'autre méthode diffère

notablement. La raison en a déjà été donnée. Ceci conduit à penser que si l'on doit utiliser le taux instantané de croissance, dans le but d'études de productivité il faut, par planification d'expériences, augmenter le nombre de données et leur précision.

Les différences apparaissent comme minimes, mais elles se répercutent de façon sensible sur les prévisions du modèle tout au moins dès que l'on sort du domaine des mesures utilisées pour les calculs. Ceci est particulièrement sensible pour la taille asymptotique, ce qui rejoint les critiques émises par KNIGHT.

La méthode itérative, qu'elle soit basée sur un algorithme ou sur un autre (MENESGUEN et al., 1984, utilisent un dérivé de l'algorithme Simplex), a pour avantage de permettre d'imposer une "zone de vraisemblance" à la taille asymptotique (L), ce que ne permettent pas les méthodes originales de FORD-WALFORD ou de GULLAND & HOLT.

En utilisant toujours les données obtenues chez Littorina nigrolineata pour différents mois, on met en évidence l'intérêt de fixer une valeur vraisemblable à la taille asymptotique (Tableau II).

TABLEAU II

Comparaison des valeurs prises par les paramètres du modèle de BERTALANFFY selon que la taille asymptotique est imposée ou non. La méthode utilisée est celle de FORD-WALFORD avec calcul itératif. Pour chaque période est donnée en colonne (1) le calcul sans préalable et en colonne (2) le calcul avec taille asymptotique (L) imposée de 195 $mm.10^{-1}$

param.	mars 1	mars 2	juin 1	juin 2	septembre 1	septembre 2
k	0,057	0,059	0,047	0,052	0,060	0,053
L	198,4	195,0	204,0	195,0	185,8	195,0
to	-0,45	-0,44	0,53	-0,50	-0,46	-0,49

Dans tous les cas, le modèle explique plus de 99% de la variance. Ce tableau appelle quelques commentaires. Si l'on ne se réfère qu'aux résultats obtenus par le calcul sans condition préalable, on serait tenté de conclure à une différence saisonnière marquée tant pour le paramètre (k) que pour la taille asymptotique. Or il est difficile d'admettre que la taille maximum de l'espèce puisse varier de 10% selon la saison car elle devrait être une caractéristique biologique de l'espèce dans des conditions données. Cette variation résulte probablement d'une variabilité des données initiales. Un taille asymptotique imposée de 195 $mm.10^{-1}$ met en évidence que la variation saisonnière de la croissance est beaucoup plus faible qu'on ne le supposait.

Diverses modifications ont été proposées pour ce modèle pour l'adapter à un certain nombre de cas particuliers comme l'utilisation de mensurations autres que linéaires ou l'incorporation de phases à croissance variable.

La première modification est l'introduction d'un paramètre supplémentaire permettant d'utiliser n'importe quelle mesure pour le calcul du paramètre (modèle dit de "BERTALANFFY généralisé" ou modèle de RICHARDS).

De nombreux auteurs ont constaté que la croissance pouvait être variable selon les périodes de l'année et ont proposé de modifier la vitesse de croissance en fonction du

temps, soit en modifiant la vitesse de croissance elle-même, soit en modulant l'unité de temps. URSIN (1963) propose d'utiliser le "jour-degré"; BUESTEL & LAUREC (1976), CLOERN & NICHOLS (1978), MENESGUEN et al. (1984) proposent des modèles où la valeur du paramètre k est modulée saisonnièrement selon une fonction sinusoïdale.

Toutes ces corrections présentent un intérêt non négligeable si la précision est souhaitée pour les prédictions du modèle, ce qui est le cas dans le domaine de la conchyliculture. S'il ne s'agit que de décrire d'une façon globale la croissance d'une espèce, ces corrections sont d'un intérêt moindre.

Le modèle de VERHULST

Le modèle de croissance de von BERTALANFFY est une fonction a dérivée monotone décroissante or il est des cas où la vitesse de croissance s'accélère d'abord pour ensuite diminuer et tendre vers zéro. Les modèles suivants tentent de résoudre ce problème, ils présentent donc une inflexion.

Un des modèles les plus anciens, et le plus classique, est le modèle LOGISTIQUE ou modèle de VERHULST (1838). Ce modèle utilisé pour la croissance des populations l'est peu pour décrire la croissance d'une espèce puisque l'inflexion est automatiquement fixée à la demi-taille asymptotique. Il n'y a pas, à ma connaissance, de travaux ayant utilisé ce modèle autrement qu'à titre comparatif (HAUKIOJA & HAKALA, 1979; SAGER, 1980; TANAKA & KIKUCHI, 1980).

Sa formule générale est la suivante :

$$l_t = L / (1 + e^{-k \cdot (t - to)})$$

les paramètres du modèles peuvent se calculer par la vitesse de croissance ou par la méthode de FORD-WALFORD

A la différence du modèle de BERTALANFFY, le paramètre (to) ne correspond plus à la taille (lo), mais traduit la position de cette taille par rapport à l'inflexion. Autrement dit (to) est le nombre d'unités de temps qu'il faut ajouter au temps 0 (origine du modèle pour la taille de départ) pour arriver à l'inflexion.

Modèle de GOMPERTZ

Ce modèle est le plus ancien puisqu'il a été établi par GOMPERTZ en 1825. Cité, mais peu utilisé, ce modèle, comme le modèle de VERHULST, présente une inflexion. A la différence de ce dernier, l'inflexion n'est pas fixée à la demi-taille asymptotique mais à (L / e) soit environ (L / 3). La formulation de ZUCKER & ZUCKER (1941) (in KRUGER, 1973) est :

$$l_t = L \cdot e^{-e^{-k \cdot (t - to)}}$$

DEBOUCHE (1979), TANAKA & KIKUCHI (1980) ont développé les équations permettant de calculer les paramètres selon les deux grandes méthodes précédemment citées.

Comme pour le modèle de VERHULST, le paramètre (to) correspond à la position de l'inflexion par rapport au temps 0 attribué à la taille d'origine (lo).

Comparaison des trois modèles : BERTALANFFY, VERHULST, GOMPERTZ

Ces trois modèles étant les plus couramment utilisés, il est intéressant de comparer les résultats que l'on obtient en les appliquant aux mêmes données de façon à mettre en évidence l'éventuelle adéquation d'un modèle plutôt qu'un autre. Les données sont celles précédemment utilisées. Comme les paramètres d'un modèle de croissance peuvent être obtenus par les deux méthodes signalées, le tableau III indique les résultats obtenus pour les trois modèles selon les deux méthodes chez deux espèces : *Littorina nigrolineata* et *Pinna nobilis*.

TABLEAU III

Valeurs des différents paramètres de trois modèles de croissance, obtenus par deux méthodes appliquées aux données totales de marquage chez *Littorina nigrolineata* et chez *Pinna nobilis*. (1) "méthode de FORD-WALFORD"; (2) "méthode de GULLAND & HOLT".

Littorina nigrolineata

	BERTALANFFY		VERHULST		GOMPERTZ	
param.	1	2	1	2	1	2
k	0,062	0,060	0,155	0,162	0,11	0,113
L	188,2	199,8	168,8	173,1	173,4	179,2
to	-0,44	-0,42	22,5	21,8	11,5	11,3
%v	99,9	74,6	99,8	52,6	99,8	68,3

Pinna nobilis

	BERTALANFFY		VERHULST		GOMPERTZ	
param.	1	2	1	2	1	2
k	0,061	0,055	0,098	0,092	0,131	0,125
L	80,9	83,5	74,5	75,9	71,7	72,9
to	-0,41	-0,43	13,12	14,03	27,11	28,54
%v	99,0	22,7	98,9	22,3	98,9	19,8

Si les différences d'ajustement paraissent bien tranchées en ce qui concerne la méthode de GULLAND & HOLT (le choix du modèle se porte alors sur le modèle de BERTALANFFY), il n'en est pas de même pour la méthode de FORD-WALFORD où les différences d'ajustement sont tellement minimes qu'il n'est pas possible de choisir entre les deux modèles. Ce problème se retrouve chez *Pinna nobilis* (MORETEAU & VICENTE, 1980, 1982) où, de surcroît, apparaît nettement la différence entre les deux méthodes au plan de la validité.

L'analyse des tailles asymptotiques montre de grandes variations dans son estimation. En effet, l'écart relatif entre la plus grande et la plus petite des valeurs est de 20 % environ. Ceci conduit tout naturellement à comparer les courbes théoriques obtenues d'après ces différents modèles. (fig. 1).

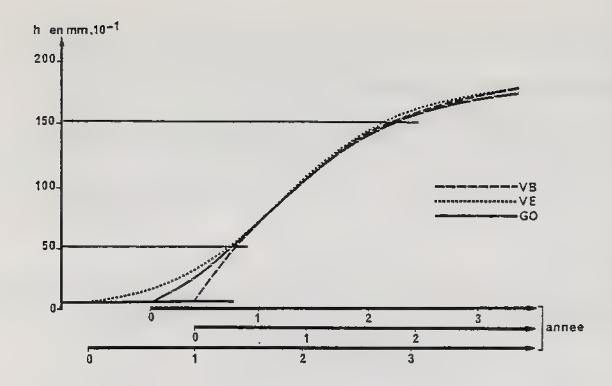


Figure 1

Comparaison des courbes théoriques obtenues pour les données de Littorina nigrolineata selon les modèles utilisés. VB : modèle de BERTALANFFY; GO : modèle de GOMPERTZ; VE : modèle de VERHULST. Les trois axes de temps correspondent respectivement aux modèles GO, VB et VE.

En admettant que les différences constatées entre les deux méthodes sont négligeables (ce qui n'est pas le cas pour les grandes tailles ou les âges avancés), il n'en reste pas moins vrai que les prévisions diffèrent notablement selon le modèle utilisé. Chez L. nigrolineata, pour une taille donnée (60 $mm.10^{-1}$ par exemple), les estimations d'âge varient de 6 à 18 mois. Inversement, pour un âge donné (30 mois) les estimations de taille varient de 130 à 165 mm. 10^{-1} ! On est en droit de s'étonner que de telles différences apparaissent alors que les pourcentages de variance expliqués par les différents modèles sont forts. Cela s'explique aisément si l'on considère que les modèles sont ajustés à partir de données comprises entre certaines tailles (de h = 50 à 150 $mm.10^{-1}$), or, dans cette zone, les modèles sont pratiquement confondus les différences se faisant pour les tailles inférieures. Ces remarques doivent inciter à manier les modèles avec prudence plus particulièrement si les données utilisées pour établir le modèle ne couvrent qu'une faible partie de la croissance de l'espèce. Par ailleurs, comme il existe une corrélation entre la valeur de (k) et la valeur de (L) - si le choix de (L) est trop fort, (k) sera trop faible - il est primordial d'imposer à (L) une valeur présentant une certaine réalité biologique.

Autres modèles

D'autres modèles ont été proposés pour résoudre certains problèmes particuliers. On peut se reporter aux travaux de KRUGER (1973), DEBOUCHE (1979), SAGER

(1980) et TANAKA & KIKUCHI (1980) où ces modèles sont en partie détaillés bien que les méthodes de calcul des paramètres n'y soient pas toujours indiquées.

Parmi ces modèles, certains ne diffèrent pas fondamentalement des trois grands modèles. Ils font intervenir les mêmes deux paramètres (taille asymptotique et coefficient de vitesse de croissance). Par ailleurs, leur point d'inflexion, autrement dit la vitesse maximale de croissance, est fixe. Le fait de fixer la vitesse maximale de croissance *a priori* a paru peu satisfaisant à bon nombre d'auteurs. Le seul moyen d'établir des modèles à point d'inflexion variable est de faire intervenir un troisième paramètre. Le modèle de RICHARDS, déjà envisagé, en est un exemple. Comme le fait justement remarquer JOLIVET (1983), ces modèles ne sont pas aisés d'interprétation, en effet, le troisième paramètre (n) n'a pas grande signification biologique.

Pourtant, un de ces modèles mérite attention, il s'agit de celui de NELDER (1961,1962) :

$$lt = L \cdot (1 + e^{-k \cdot (t - to)})^{-1/n}$$

Ce modèle décrit correctement deux des trois modèles principaux. Pour n = - 1 on retrouve le modèle de BERTALANFFY et pour n = 1 le modèle de VERHULST; DEBOUCHE ajoute que si n tend vers 0, ce modèle tend vers celui de GOMPERTZ.

$$dl/dt = k \cdot 1 / n \cdot (1 - (1 / L)^{n})$$

$$l_{t+1} = L \cdot (a + b \cdot l_t^{-n})^{-1/n}$$

avec $L = b /(1 - a)^{1 / n}$; $k = - \mathrm{Log}\ (1 - a)$

Comme ce modèle est de forme variable, la position de la vitesse maximale de croissance dépend du paramètre (n), il est susceptible de s'adapter à un grand nombre de données. DEBOUCHE préconise son emploi car c'est un modèle d'une grande flexibilité. Je l'ai employé en tant qu'indicateur de modèle à choisir en analysant la valeur que prend le paramètre n, selon les remarques faites précédemment (Tableau IV).

TABLEAU IV

Modèle de NELDER appliqué à *Littorina nigrolineata* et à *Pinna nobilis* les paramètres sont calculés (1) par la "méthode de FORD-WALFORD", (2) par la "méthode de GULLAND & HOLT".

param.	L. nigrolineata 1	L. nigrolineata 2	Pinna nobilis 1	Pinna nobilis 2
k	0,048	0,060	0,068	0,070
L	197,9	199,9	79,1	79,8
n	-1,30	-1,00	-0,81	-0,64
to	-0,42	-5,64	4,96	2,34
%v	99,9	74,6	99,0	22,9

Pour *L. nigrolineata*, le choix du modèle de von BERTALANFFY parait donc justifié alors que pour *Pinna nobilis*, la valeur prise par n indique que le modèle de

croissance le plus approprié serait intermédiaire entre ceux de von BERTALANFFY et de GOMPERTZ.

Enfin, les modèles polynomiaux s'ajustent fort bien aux données, qu'il s'agisse de vitesses de croissance ou de tailles. Il est toujours possible, en théorie, d'ajuster un polynôme de degré (n + 1) à n couples de données; ce polynôme passe alors par tous les points, le pourcentage de variance expliqué est obligatoirement de 100. Dans les faits, un tel polynôme n'est pas calculable pour peu que le nombre de couples de données soit important. Le modèle polynomial ne pourrait être généralisé que s'il était imposé un degré donné. Tous les modèles seraient alors comparables, mais il resterait le problème de l'interprétation des coefficients.

CHOIX D'UN MODELE DE CROISSANCE

Il est évident qu'un modèle doit décrire correctement les données mais il doit en outre permettre des prédictions. Comme les données utilisées pour établir le modèle sont très généralement des données acquises sur des individus moyens, les données extrêmes font défaut et c'est pour ces tailles que le choix du modèle va entraîner le plus de variabilité dans les prédictions. Dans ces conditions il est probablement vain de vouloir utiliser des modèles sophistiqués qui, dans tous les cas, seront entachés d'erreur. Cette remarque doit être tempérée par le fait qu'un modèle d'allure sigmoïde (modèle de GOMPERTZ par exemple) est biologiquement différent d'un modèle qui n'en présente pas (modèle de BERTALANFFY). On peut envisager que, dans certaines conditions, la croissance d'une espèce puisse varier, passant d'un modèle à un autre. Ceci admis, il apparaît évident qu'un modèle souple est alors préférable. C'est pourquoi le modèle de NELDER peut être considéré comme une solution puisqu'il permet de décrire aussi bien des modèles avec inflexion que des modèles sans inflexion, encore faut-il que les données méritent un tel traitement, ce qui n'est pas toujours le cas.

L'utilisation d'un modèle tel que celui de NELDER introduit pourtant une difficulté importante, celle de la comparaison avec d'autres travaux. Si l'utilisation du modèle doit servir de moyen technique de prévision (productivité en conchyliculture par exemple), le modèle le mieux ajusté est le meilleur; dans les autres cas, il est préférable d'utiliser un modèle classique et, plutôt que de vouloir rechercher le meilleur modèle, une amélioration dans l'acquisition des données sera préférable.

Dans ces conditions, l'utilisation des trois modèles principaux (BERTALANFFY, VERHULST et GOMPERTZ) paraît couvrir à peu près toutes les situations. Ceci répond donc à la question posée initialement, à savoir pourquoi le modèle de BERTALANFFY est-il le plus utilisé ? La réponse est donc : parce qu'il est le plus utilisé. Il ne faut pas voir ici un simple jeu de mots mais une réalité. Le modèle de BERTALANFFY présente un certain nombre d'avantages majeurs sur tous les autres. Comme il est celui dont les paramètres sont les plus simples à calculer et qu'il décrit correctement une grande variété de données sur un grand nombre d'espèces,c'est le modèle le plus utilisé. Par conséquent c'est à lui que la majorité des données nouvelles doit être comparée.

Néanmoins, l'utilisation de ce modèle pose un certain nombre de questions, notamment en ce qui concerne la variabilité des paramètres, donc le degré de fiabilité qu'on peut leur accorder. Il est bien évident que la nature des données utilisées pour le calcul des paramètres de la croissance est d'une importance extrême quant à la fiabilité des valeurs obtenues. Les exemples utilisés montrent que les petites tailles sont sous-représentées, il peut donc paraître hasardeux de considérer des prévisions relatives à ces tailles, à partir de modèles calculés sur des données qui n'en comptent pas beaucoup. Pourtant, les modèles doivent rester pratiques et il n'est pas certain qu'une sur-représentation des tailles extrêmes pour le calcul des paramètres n'aboutirait pas à des résultats s'accordant peu à la réalité. Il y a une raison à celà. Les tailles les plus grandes, représentent des individus exceptionnels, leur utilisation massive reviendrait à renforcer l'importance de ces cas exceptionnels. Comme le montre la figure 1, l'utilisation d'un nombre plus important de petites tailles permettrait de mieux préciser le modèle le plus adéquat puisque, dans le cas des modèles de GOMPERTZ ou de VERHULST, la zone d'inflexion serait mieux couverte par les données.

Si l'on se borne à n'utiliser les prévisions des modèles que dans la partie de la vie d'un animal qui correspond aux données, les erreurs sont minimisées. L'erreur que l'on commet sur les cas extrêmes revêt une moindre importance.

Au terme de ces considérations sur l'utilisation des modèles de croissance, on est en droit de se demander quel est leur intérêt réel. En théorie, on peut toujours trouver un modèle mieux adapté qu'un autre, mais les paramètres de ce modèle sont déterminés à partir de résultats expérimentaux d'où une imprécision certaine dans leur détermination. Cette imprécision est telle qu'il est difficile de pratiquer un choix entre plusieurs modèles. La nécessité qu'il y a de pouvoir comparer des données implique l'utilisation d'un modèle le plus général possible. A cet égard, l'utilisation du modèle de BERTALANFFY, quoique imparfaite, paraît la solution la plus simple. Les améliorations proposées à ce modèle, ou l'utilisation d'autres modèles ne sont à envisager que dans des cas précis. Le biologiste ne doit pas oublier l'aspect théorique de cette modélisation et se garder d'utiliser les paramètres du modèle comme des certitudes alors qu'il ne s'agit que de probabilités issues de données expérimentales.

On pourrait penser, au vu de ces remarques, que l'utilisation d'un modèle de croissance n'a pas le pouvoir de prévision qu'on lui prête. Force est de constater que c'est en partie vrai. Néanmoins, si le modèle de croissance calculé décrit correctement la croissance de l'espèce durant la partie biologiquement la plus importante, peu importe que les prévisions extrêmes présentent une incertitude.

Hormis le cas de le conchyliculture où l'âge absolu des individus est connu ce qui permet d'ajuster directement un modèle, les données acquises sur le terrain nécessitent de passer par la vitesse de croissance donc les dérivées des modèles. Les facilités de calcul offertes par les différents algorithmes diponibles ne doivent pas masquer le fait que la qualité des données limite beaucoup l'intérêt et la validité de traitements mathématiques poussés. Il semble important de reconnaître les limites mathématiques des méthodes utilisées, et elles sont manifestes, mais il faut leur accorder

l'importance qu'elles méritent, c'est à dire celle que l'on doit à **un** moyen d'approche. Cela est d'autant plus vrai que les phénomènes qui interviennent sur la croissance sont complexes et, pour une part non négligeable, peu connus. L'outil mathématique est d'autant plus valide que les hypothèses initiales sont précises, ce qui n'est pas toujours le cas en biologie des populations du fait de la complexité des interactions à étudier.

BIBLIOGRAPHIE

BERTALANFFY von L., 1938. A quantitative theory of organic growth. II Inquiries on growth laws. Human.Biol., 10:181-213

BOUR W., GOHIN F., BOUCHET Ph., 1982. Croissance et mortalité des trocas (Trochus niloticus L.) de Nouvelle Calédonie. Haliotis, 12:71-90

BUESTEL D., LAUREC A., 1975. Croissance de la coquille St. Jacques (Pecten maximus) en rade de Brest et en rade de St. Brieuc. Haliotis, 5:173-176

CLOERN J.E., NICHOLS F.H., 1978. A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient. J.Fish.Res.Bd.Can., 35:1479-1482

DEBOUCHE C., 1979. Présentation coordonnée de différents modèles de croissance. Rev.Stat.Appl., 27:5-22

FORD E., 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924-1933. J.mar.biol.Assoc.,U.K., 19:305-384

GOMPERTZ B., 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality. Phil.Trans.R.Soc., 36:513-585

GULLAND J.A., HOLT S.J., 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. J.Cons.int.Explor.Mer, 25:47-49

HANCOCK D.A., 1965. Graphical estimation of growth parameters. J.Cons.int. Explor. Mer, 29:340-351

HAUKIOJA E., HAKALA T., 1979. Asymptotic equations in growth studies : an analysis based on Anodonta piscinalis (Unionidae). Ann.Zool. Fenn., 16:115-122

HUGHES R.N., ROBERTS D.J., 1981. Comparative demography of Littorina rudis, L.nigrolineata and L.neritoides on three contrasted shores in North Wales. J.Anim.Ecol., 50:251-268

JOLIVET E., 1983. Introduction aux modèles mathématiques en Biologie. Coll. Actualités scientifiques et agronomiques 11. Masson Ed., Paris.

KNIGHT W., 1968. Asymptotic growth: an example of nonsense disguised as mathematics. J.Fish.Res.Bd.,Can., 25:1303-1307

KRUGER F., 1973. Zur Mathematik des tierischen Wachstums. II: Vergleich einiger Wachstumsfunktionen. Helgol.Wiss.Meeresunters, 25:509-550

KRUGER F., 1978. Zur Mathematik des tierischen Wachstums. III: Testung der Gompertz-funktion als Wachstumsformel am Biespiel von Siliqua patula und Thunnus thynnus. Helgol.Wiss.Meeresunters, 31:499-526

MANZER J.I., TAYLOR F.H.C., 1947. The rate of growth in lemon sole in the straight of Georgia. Progr.Rep.Pacif.Cst.Stns., 72:24-27

MENESGUEN A., FLASSCH J.P., NEDELEC J., 1984. Utilisation de l'analyse mathématique de la croissance dans la comparaison de diverses techniques d'élevage de la Palourde. Oceanol.Acta, 7:499-507

MORETEAU J.C., 1981. Biologie de Littorina nigrolineata : Croissance et mortalité. Cah.Biol.Mar., 22:193-206

MORETEAU J.C., VICENTE N., 1980. Etude morphologique et croissance de Pinna nobilis dans le Parc national sous-marin de Port-Cros (Var, France). Vie Marine, 2:52-58

MORETEAU J.C., VICENTE N., 1982. Evolution d'une population Pinna nobilis. Malacologia, 22:341-345

NELDER J.A., 1961. The fitting of a generalization of the logistic curve. Biometrics, 17:89-110

NELDER J.A., 1962. An alternative form of a generalized logistic equation. Biometrics, 18:614-616

PERKKIO J., KESKINEN R., 1985. The relationship between growth and allometry. J.theor.Biol., 113:81-87

RICHARDS F.J., 1959. A flexible growth function for empirical use. J.exp.Bot., 10:290-300

RICKERS W.E., 1958. Handbook of computation for biological statistics of fish populations. Bull.Fish.Res.Bd.,Can., 119:300pp

SAGER G., 1980. Die Erprobung von Wachstumsfunktionen am Beispiel Siliqua patula. Anat.Anz., 148:446-461

TANAKA M., KIKUCHI T., 1980. Growth curves in Theora lubrica (Semelidae). I: Fitting of several growth curves. Publ.Amakusa Mar.Biol.Lab., 5:201-214

TOMLINSON P.K., ABRAMSON N.J., 1961. Fitting a von Bertalanffy growth curve by the least squares. Calif.Fish.Games Fish.Bull., 116:1-69

URSIN E., 1963. On the incorporation of température in the von Bertalanffy growth equation. Madd.Danm.Fisk.Havunders., 4:1-16

VERHULST P.F., 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Corresp.Math., 10:113-121

WALFORD L.A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. Biol.Bull., 90:141-147

YAMAGUCHI M., 1975. Estimating growth parameters from growth rate data. Problems with marine sedentary invertebrates. Oecologia, 20:321-332

ZUCKER L., ZUCKER T.F., 1941. A simple time weight relation observed in well nourished rats. J.gen.Physiol., 25:445-463

HALIOTIS, 16 (1987) : 453 - 462

INFLUENCE DU TEMPS D'IMMERSION SUR L'ACTIVITE REPRODUCTRICE ET SUR LA CROISSANCE DE LA PALOURDE JAPONAISE *RUDITAPES PHILIPPINARUM* ET L'HUITRE JAPONAISE *CRASSOSTREA GIGAS*.

par

Philippe GOULLETQUER, Inès LOMBAS, Jean PROU

IFREMER, Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles (LEC)
B.P. 133, 17390 LA TREMBLADE (FRANCE).

ABSTRACT : GROWTH AND REPRODUCTION OF THE MANILA CLAM *RUDITAPES PHILIPPINARUM* AND THE PACIFIC OYSTER *CRASSOSTREA GIGAS* AS INFLUENCED BY THE IMMERSION TIME.

In order to study the influence of immersion time on the commercial species, *Ruditapes philippinarum* , the Manila clam, and *Crassostrea gigas* the Pacific oyster, a seasonal growth survey using the ground culture technique was conducted at three intertidal levels (12 %, 29 %, 46 % emersion) in the Bay of Marennes-Oleron. Interspecific differences apperant were : shell weight of *Crassostrea gigas* in winter, as opposed to *Ruditapes philippinarum*, which it ceased in Autumn. In other respects oysters'spawning is earlier (August) and proportionnally more important for *Crassostrea gigas* then for *Ruditapes philippinarum* (September). Increasing immersion time has an effect upon growth rate weight increase and a positively assymetrical effect upon the population distribution for both species. The seasonal changes of the ash-free dry weight show correlations between the quantity of gametes released and the immersion times, but somatic growth is less variable. The reproductive effort (gonado somatic index) increased from 43 % to 87,4 % for *Crassostrea gigas* and 31 % to 44 % for *Ruditapes philippinarum* with an average immersion time of 13 h to 21 h per day.

Key-words : Reproductive effort, immersion time, *Ruditapes philippinarum*, *Crassostrea gigas*.

RESUME : Pour étudier l'influence du temps d'immersion sur deux espèces cultivées, la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* et l'huître japonaise *Crassostrea gigas*, un suivi saisonnier de croissance est réalisé à 3 niveaux d'émersion (12 %, 29 % et 46 %) sur l'estran du bassin de Marennes-Oléron. Des différences interspécifiques apparaissent : une prise de poids de coquille hivernale chez *Crassostrea gigas*, un arrêt étant observé en période automnale pour *Ruditapes philippinarum*. Par ailleurs l'émission des gamètes est plus précoce (août) et proportionnellement plus importante pour *Crassostrea gigas* que pour *Ruditapes philippinarum* (septembre). Les performances de croissance, la prise de poids ainsi que la distribution des populations des deux espèces sont influencées par une tendance à l'asymétrie positive, selon un gradient croissant avec les temps d'immersion. Les fluctuations saisonnières des poids secs sans cendres montrent des quantités de gamètes émises corrélées significativement chez les deux espèces avec les temps d'immersion alors que la croissance somatique semble moins varier. L'effort de reproduction (I.P.G.S.) varie de 43 % à 87,4 % pour *Crassostrea gigas* et de 31 % à 44 % pour *Ruditapes philippinarum* avec un temps journalier d'immersion passant de 13 h à 21 h.

Mots clés : Effort de reproduction, temps d'immersion, *Ruditapes philippinarum*, *Crassostrea gigas*.

Introduction

Les élevages concomittants de *Crassostrea gigas* du bassin de Marennes-Oléron et de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* nécessitent une étude comparative des deux espèces. Dans un premier temps un des facteurs important en vue d'optimiser les courbes de croissance, en zone intertidale est le temps d'immersion des animaux.

Les réponses physiologiques aux émersions périodiques ont été étudiées sur différentes espèces *Modiolus modiolus, Argopecten irradians, Ostrea edulis, Mytilus edulis, Crassostrea virginica, Geukensia demissa* (Gillmor, 1982) *Mytilus edulis, Cardium glaucum* (Widdows, 1985), et sur la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* par Day (1980), Fang (1982) et Britton (1983) en relation avec leur distribution intertidale. Par ailleurs, peu d'études sont réalisées pour mesurer les fluctuations de croissance liées au niveau de culture (Jacques, 1984).

Dans ce contexte, l'influence du temps d'immersion sur la croissance et la reproduction de deux espèces *C. gigas* et *R. philippinarum* a été testée simultanément.

Matériels et méthodes

En avril 1984 deux populations de mollusques : huîtres *Crassostrea gigas* et palourde *Ruditapes philippinarum* ont été semées sur 3 parcs de substrat vaseux à des biomasses de 33 g de chair sèche/m^2, disposées le long d'une radiale en bords de Seudre (fig. 1). Trois niveaux d'émersion sont retenus pour ces élevages : 12 %, 29 % et 46 %, correspondant respectivement à des coefficients de marée de 70, 55, 40, les temps d'immersion étant calculés à partir de la formule harmonique de la marée,

$$h^{*}(t) = Zo + \sum_{j}\sum_{i} Aij \cos (Vij - Gij)$$

où Zo est le niveau moyen autour duquel oscille le niveau de l'eau, Aij et Gij représentant l'amplitude et la situation d'une onde élémentaire dépendant du point considéré, Vij est l'argument astronomique lié au temps t (SHOM, 1983). Saisonnièrement, pendant un an, cinquante individus sont prélevés pour mensurations au pied à coulisse selon l'axe antéro postérieur, pesés, puis une lyophilisation de la chair permet une estimation du poids sec. Le poids de cendres est obtenu par crémation d'une fraction aliquote à 450°C pendant 24 heures. Le poids de coquille est effectué après passage à l'étuve pendant 24 heures.

L'influence du temps d'immersion sur la croissance des populations est estimée à partir des régressions du poids total en fonction du temps et par les variations des poids secs, en particulier en période d'amaigrissement hivernal. Une approche de la variabilité de la croissance sur la population finale est abordée par le calcul des coefficients d'asymétrie.

L'effort de reproduction est estimé par l'indice pondéral gamèto-somatique, I.P.G.S., en pourcentage (Lucas et al., 1978). L'estimation du poids sec émis sans cendre (P.S.S.C.) étant effectué par différence entre le maximum et le minimum de P.S.S.C. au moment de la ponte.

2) Résultats :

. Temps d'immersion (tableau 1)

Le temps moyen journalier d'immersion, correspondant aux pentes des régressions linéaires (temps d'immersion fonction du temps), est de 13 h pour le parc haut, 17 h pour le parc moyen et 21 h pour le parc bas. On note que les écarts de temps sont réguliers entre ces trois niveaux.

Tableau 1 : Temps d'immersion cumulés en heures (huîtres/palourdes) selon les 3 niveaux.

Niveau / Date	Haut	Médian	Bas	100 %
2.04.84	0	0	0	0
27.06.84	1 064	1 342	1 567	2 084
3.08.84	1 531	1 921	2 522	2 952
31.08.84	1 879	2 365	3 081	3 624
27.09.84	2 220	2 796	3 650	4 272
6.11.84	2 736	3 442	4 506	5 232
5.02.85	3 906	4 915	6 420	7 392

. Biométrie

L'évolution des paramètres biométriques (tableau 2) permet de préciser la nette différence concernant les phases de croissance de l'huître et de la palourde. Cette dernière présente un arrêt en période automnale (fig. 1), tandis que la prise de poids est continue pour l'huître, due essentiellement à l'augmentation de poids de coquille. Par ailleurs, la reproduction pour l'huître, représentée par les pertes de poids en chair sèche est nettement plus précoce (juillet-août) que pour la palourde (septembre).

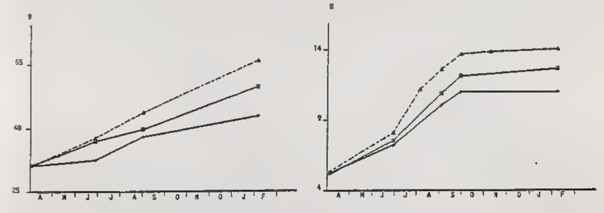


Figure 1 : Evolution saisonnière des données pondérales (g) des huîtres et des palourdes.

Tableau 2 : Evolution saisonnière des paramètres biométriques. ( ) : écart-type, H : niveau haut à 46 % d'émersion ; M : médian à 29 % ; B : bas à 12 %.

		Longueur (mm)	P total (g)	P sec (mg)	% cendres
HUITRES					
2.04.84	H	73,53 (9,9)	31,55 (7,6)	398,3 (99,9)	15,14
	M				
	B				
27.06.84	H	72,52 (8,3)	32,96 (7,5)	931,54 (207,0)	10,61
	M	72,84 (8,8)	37,56 (8,7)	1 085,40 (290,8)	11,82
	B	77,30 (8,5)	38,42 (7,09)	1 243,03 (302,0)	11,14
31.08.84	H	73,13 (8,3)	38,75 (7,9)	670,18 (141,2)	13,14
	M	75,78 (7,4)	40,55 (8,3)	662,78 (202,6)	13,47
	B	76,15 (9,08)	44,69 (8,3)	708,9 (164,7)	16,76
5.02.85	H	74,84 (7,1)	43,74 (8,9)	493,1 (146,2)	16,93
	M	81,22 (9,2)	50,91 (8,9)	585,2 (179,8)	14,90
	B	79,11 (12,5)	57,40 (13,78)	591,0 (245,1)	17,40
PALOURDES					
2.04.84	H	27,77 (1,5)	5,17 (0,9)	130,95 (28,9)	13,47
	M	27,74 (1,5)	5,09 (0,8)	130,68 (19,5)	11,84
	B	28,14 (1,6)	5,25 (0,9)	134,94 (34,5)	11,62
27.06.84	H	30,68 (1,5)	7,15 (1,2)	332,37 (56,8)	9,17
	M	30,69 (2,0)	7,48 (1,0)	369,15 (71,0)	9,32
	B	31,80 (1,5)	8,02 (1,1)	404,68 (104,0)	9,08
3.08.84	B	34,94 (1,9)	11,10 (1,7)	488,1 (53,6)	10,28
31.08.84	H	33,48 (1,8)	9,97 (1,5)	432,07 (65,9)	10,73
	M	34,52 (1,6)	10,82 (1,4)	444,97 (62,6)	11,46
	B	36,02 (2,0)	12,52 (2,0)	432,27 (95,5)	11,66
27.09.84	H	34,74 (1,8)	10,92 (1,4)	331,03 (63,5)	11,33
	M	35,96 (1,8)	12,06 (1,5)	325,43 (59,8)	11,74
	B	37,55 (2,4)	13,60 (2,3)	400,4 (63,2)	12,02
6.11.84	B	37,6 (2,4)	13,78 (2,2)	341,6 (68,8)	11,20
5.02.85	H	34,57 (2,0)	10,92 (1,8)	238,13 (40,5)	11,13
	M	36,20 (2,1)	12,58 (2,0)	254,57 (71,4)	11,86
	B	37,3 (2,1)	13,96 (2,0)	251,63 (77,1)	12,35

. Influence du temps d'immersion sur la croissance : poids total

- Poids total :

Les différences d'augmentation de poids selon les trois niveaux d'immersion sont liées à la croissance par une régression linéaire poids total = fonction (temps), d'avril à fin septembre 1984 pour les palourdes et jusqu'en février 1985 pour les huîtres (fig. 2).

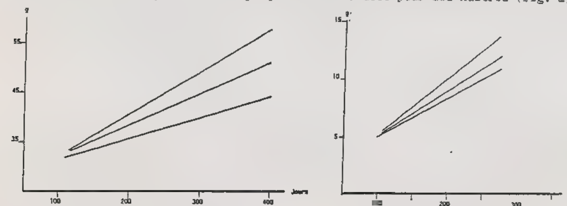


Figure 2 : Régression linéaire des poids totaux en fonction du temps (huîtres-palourdes).

Les régressions calculées sont estimées au seuil de 1 %, sauf le parc d'huîtres situé le plus haut sur estran, avec un seuil de 5 %.

Tableau 3 : Fluctuations des pentes des régressions poids total en fonction du temps selon les 3 niveaux. (r = coefficient de corrélation)

Niveau / Espèce	Haut	Médian	Bas
huîtres	0,0419 (0,95)	0,0621 (0,96)	0,0845 (0,97)
Palourdes	0,0329 (0,99)	0,0396 (0,99)	0,0488 (0,99)
Temps moyen d'immersion h/j	13 h	17 h	21 h

On remarque un effet plus marqué du temps d'immersion sur la prise de poids des huîtres que sur celle des palourdes, comme l'indiquent les valeurs des pentes (tableau 3). Les écarts entre les poids obtenus aux différents niveaux pour les deux espèces sont constants comme le sont les écarts entre les niveaux d'immersion.

. Influence du temps d'immersion sur la distribution des populations

Tableau 4 : Evolution des coefficients d'asymétrie et de variation en fonction du niveau intertidal au 5.02.85

* valeur significative au seuil de 2 % de la table bilatérale

5.02.85	HUITRES			PALOURDES		
	H	M	B	H	M	B
coefficient d'asymétrie	0,156	0,976*	1,724*	- 0,27	0,277	1,16*
coefficient de variation	20,27	17,49	24,01	16,67	15,71	14,17

En fin d'expérimentation (5.02.85) le parc le plus bas sur estran pour les palourdes ainsi que pour les huîtres présente des valeurs significatives d'asymétrie positive. Les coefficients de variation varient relativement peu, cependant on retrouve (tableau 4) un gradient croissant des parcs hauts vers le parc le plus immergé. Ainsi la distribution des

populations présente un nombre croissant d'individus situés au dessus de la moyenne, pour un temps d'immersion plus important.

. Influence du temps d'immersion sur l'activité reproductrice :

L'évolution des poids secs de chair chez les palourdes montre un décalage dans le temps pour les périodes d'émission des gamètes. Ainsi au 31.08.84, le maximum de poids sec est atteint pour les parcs haut et médian alors que la ponte a déjà débuté sur le parc le plus bas. Le pas d'échantillonnage utilisé pour les huîtres pourrait laisser supposer une sous estimation de la quantité de gamètes émise, toutefois le poids sec sans cendre émis par rapport au poids avant ponte pour le parc bas (46,64 %) est proche de la valeur de 51,5 % observée par Héral et al., (1983) pour un temps d'immersion journalier moyen du même ordre de grandeur (22 heures).

Tableau 5 : Estimation de l'I.P.G.S. (%) et des quantités de gamétes émis en fonction des temps d'immersion.

temps d'immersion		HUITRES		PALOURDES	
		Q gamètes (mg)	I.P.G.S %	Q gamètes (mg)	I.P.G.S %
13 h	H	250,58	43,05	92,19	31,41
17 h	M	383,61	65,89	106,76	37,17
21 h	B	515,18	87,40	134,58	44,37

Les quantités de gamètes émis (tableau 5), tant pour les huîtres que les palourdes sont corrélées significativement avec les temps d'immersion. On note que l'Indice pondéral gaméto-somatique est toujours plus élevé chez les huîtres, les variations en fonction du temps d'immersion étant également marquées. Ainsi il apparait nettement que l'effort de reproduction est proportionnel au temps d'immersion.

. L'effet du temps d'immersion sur la croissance somatique

La croissance somatique semble peu affectée par les différents temps d'immersion comme l'indiquent les augmentations de poids secs sans cendre (%) du tableau 6.

Tableau 6 : Augmentation de PSSC (%) pendant la période de croissance

Niveau / Espèce	Haut	Médian	Bas
Huîtres	72,2	69,7	74,4
Palourdes	159,0	149,3	154,4

. Effet du temps d'immersion sur l'amaigrissement hivernal

Aucun gradient n'est observé sur la répartition des pertes de poids secs sans cendre (tableau 7). Cependant les parcs les plus bas sur l'estran présentent un amaigrissement marqué pour les huîtres (17,18 %) comme pour les palourdes (27,46 %). Il est possible qu'un facteur autre que le temps d'immersion tel que la turbidité excessive en période hivernale, puisse intervenir pour augmenter les dépenses d'énergie occasionnant les amaigrissements (Héral et al., 1983).

Tableau 7 : Evolution des amaigrissements hivernaux en mg et % de poids secs sans cendre.

Niveau / Espèce	Haut		Médian		Bas	
	PSSC		PSSC		PSSC	
	mg	%	mg	%	mg	%
Huîtres (31.08-5.02)	172,5	29,63	75,5	131,6	101,25	17,18
palourdes (27.09-5.02)	81,89	27,90	62,84	21,88	83,29	27,46

Discussion

L'effet du temps d'immersion apparait plus marqué pour l'huître *C. gigas* que pour la palourde *R. philippinarum* ; l'écart entre les taux de filtration, par unité de poids, des deux espèces, de l'ordre de 21 % (Deslous-Paoli et al., 1986), en faveur de l'huître, permet d'expliquer partiellement cette différence. D'autre part des réponses physiologiques différentes, (production de coquille en hiver, métabolisme respiratoire) peuvent entraîner des rendements nets de production de chair non similaires. Comme pour l'espèce *Mya arenaria* (Jacques, 1984), la croissance apparait proportionnelle aux temps d'immersion pour les deux espèces, qui présentent une adaptation similaire pour les meilleures croissances dans l'infralittoral. Ceci est en accord avec les localisations de populations naturelles de

palourdes (Fang, 1982 ; Britton, 1983) ainsi que leurs sites de recrutement (Nosho et al., 1971). Des populations naturelles d'huîtres (Summer, 1980), sont également localisées à ce niveau ainsi que les populations d'élevages (Anderson, 1982 ; Glock, 1979 ; Summer, 1981 et Walne, 1979).

Summer (1981) précise pour 1 huître *Crassostrea gigas* que la croissance est supérieure de 71 %, 3 mois après le captage pour des élevages situés dans le subtidal que dans l'infralittoral. Un temps d'immersion prolongé représente une durée de nutrition plus importante pour les animaux, ainsi qu'un milieu plus stable vis à vis des variations climatiques. Ceci permet d'expliquer partiellement l'effet bénéfique d'un temps d'immersion prolongé sur les croissances observées.

Les croissances observées à 46 % d'émersion démontrent une assez bonne résistance aux variations climatiques et nutritives dues au rythme des marées. Les variations de poids sec sans cendre permettent d'observer des efforts de reproduction croissants avec le temps d'immersion, l'Indice pondéral gameto-somatique pouvant passer du simple au double chez les huîtres (43,05 %/87,40 %), alors que la croissance somatique est relativement homogène. Toutefois l'impossibilité de séparer la gonade diffuse dans la chair ne permet pas d'exclure des remaniements somatiques en cours de gamétogenèse. La fonction de reproduction apparait ainsi prioritaire pour les animaux âgées de 2 ans, dont l'effort de reproduction augmente avec l'âge pour un même niveau d'immersion (Héral et al., 1983). Par conséquent, le niveau optimal, maximisant l'énergie disponible pour la croissance et la reproduction (Gillmor, 1982), est donc situé pour ces deux espèces dans l'infralittoral. Le temps d'immersion apparaît comme un facteur important dont il faut tenir compte en vue de comparer les efforts de reproduction des différentes populations d'une même espèce.

Dans le bassin de Marennes-Oléron, les charges en seston total peuvent atteindre 250 $mg.l^{-1}$ en période hivernale (Deslous-Paoli et al., 1984) occasionnant ainsi des effets négatifs sur l'assimilation (Kiorboe et al., 1980). Le parc le plus immergé subit des turbidités prolongées qui affaiblissent les animaux et provoquent ainsi des amaigrissements accentués. En tenant compte d'une progression théorique d'un amaigrissement, inversement proportionnel au niveau d'immersion, les huîtres supporteraient relativement moins bien cette turbidité liée à leur filtration plus élevée. Pourtant la période de reproduction plus précoce chez l'huître permet à celle-ci de mieux reconstituer ses réserves énergétiques pour aborder l'hiver (Deslous-Paoli et al., 1982) que la palourde dont la période de ponte se situe tardivement en septembre-octobre. Ceci peut être déterminant pour les conditions de survie de cette dernière espèce durant la période hivernale pour un site présentant des turbidités élevées.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON G.J., MILLER M.B., CHEW K.K., 1982. A guide to Manila Clam Aquaculture in Puget Sound, University of Washington, *Technical Report*, 45 p.

BRITTON J.C., 1985. Upper themal tolerance limits for three species of cobble shore bivalves in Toho Harbour, Hong Kong, with notes on population structure and distribution on the shore. In Proceedings of the Second International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China Hong Kong, 1983 (eds. Morton B.S), Hong kong university Press, Hong Kong, pp 519-527.

DAY J.E., 1980. Correlation of gill physiology, emersion and intertidal distribution of three bivalves from Hong Kong. In Proceedings of the First International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong 1977 (ed. B.S. Morton) Hong Kong university Press, Hong Kong, pp. 211-217.

DESLOUS-PAOLI J.M., 1982. Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. *Téthys* 10 (4) : 365-371.

DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79-90.

DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., GOULLETQUER P., BOROMTHANARAT W., RAZET D., GARNIER J., PROU J., BARILLET L., 1986. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. Journées du Gabim L'Houmeau, Nov. 86 *Océanis* (sous presse).

FANG Y., 1982. Tidal zonation and cardiac physiology in four species of bivalves from Hong Kong. In proceedings of the First International Marine Biological Workshop : The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China Hong Kong, 1980. (eds B.S. Morton, C.K. Tseng), pp. 849-858. Hong Kong University Press, Hong Kong.

GILLMOR R.B., 1982. Assessment of Intertidal growth and capacity Adaptations in Suspension Feeding Bivalves. *Marine Biology*, 68 : 277-286.

GLOCK J.W., CHEW K.K., 1979. Growth, Recovery and movement of Manila clams *Venerupis japonica* (Deshayes) at Squaxin Island, Washington. Proceedings of the National Shellfisheries Association, Vol. 69, pp 15-20.

HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., SORNIN J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. *Océanis*, vol. 89, fasc. 3 : 169-194.

HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. *Oceanologica Acta*, vol. 6 n° 2 : 193-199.

JACQUES A., 1984. La croissance de *Mya areanaria* en relation avec les caractéristiques du sédiment et la durée d'immersion, sur la batture de Rimouski. *Sciences et Techniques de l'eau*, Vol. 17 n° 1 : 95-99.

KIORBOE T.F., MOHLENBERG F., NOHR O., 1980. Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. *Ophelia*, 19 : 193-205.

LUCAS A., CALVO J., TRANCART M., 1978. L'effort de reproduction dans la stratégie démographique de six bivalves de l'Atlantique. *Haliotis*, vol. 9 : 107-116.

NOSHO T.Y., CHEW K.K., 1972. The setting and growth of the Manila clams *Venerupis japonica* (Deshayes) in Hood canal, Washington. Proceedings of the National Shellfisheries Association, Vol. 62, pp. 50-58.

SHOM, 1983. Service hydrographique et hydrographique de la marine, "tables des marées des grands ports du monde", 166 p.

SUMMER C.E., 1980. Growth of Pacific oysters, *Crassostrea gigas* Thunberg, cultivated in Tasmania, I intertidal Stick culture. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 31, 129-135.

SUMMER C.E., 1981. Growth of pacific oysters, *Crassostrea gigas* Thunberg cultivated in Tasmania. II. Subtidal culture. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 32 : 411-416.

WALNE P.R., 1979. Culture of bivalve molluscs 50 years experience at Conwy. *Fishing New Books Ltd* 191 p.

WIDDOWS J., SHICK J.M., 1985. Physiological responses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* to aerial exposure. *Marine Biology*, 85 : 217-232.

HALIOTIS, 16 (1987) : 463 - 477

CROISSANCE DE DIFFERENTS LOTS DE COQUILLE SAINT-JACQUES PECTEN MAXIMUS EN CULTURE SUR LE FOND DANS LA RADE DE BREST

par

D. BUESTEL*, A. GERARD** et A. GUENOLE*

* IFREMER Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex (France)

** COMITE LOCAL DES PECHES MARITIMES, 17 rue Jean-Marie Le Bris, 29200 Brest

ABSTRACT : GROWTH OF DIFFERENT BATCHES OF SCALLOP SPAT PECTEN MAXIMUS ON THE SEABED IN THE BAY OF BREST

Six batches of scallop spat from different origins were released at a size of about 3 cm on the bottom of the sea in the bay of Brest between 1977 and 1983. For the first three batches, spat were collected on artificial settlement materials in the bay of Saint-Brieuc, in Scotland and in Ireland ; the others were made in a hatchery in 1981, 1982 and 1983 from spawners collected in the bay of Brest. Growth has been studied during the three or four years following each release and although the duration of each experiment is a little short for a precise determination of the growth parameters, the following principal results seem to appear :

- Growth, highly linked to the temperature is well described by a seasonaly modulated Von Bertalanffy model.
- Growth of scallops from hatchery (mean asymptotical height : 107 mm, growth constant K : 0.7) is similar to the growth of the natural population in bay of Brest.
- For scallops collected in bay of Saint-Brieuc, in Scotland and Ireland and on-grown in bay of Brest, growth pattern is different from the growth of the corresponding natural populations ans is closed to the Brest growth type. It appears that there is an adaptation of the growth of these populations to the environmental conditions of the bay of Brest.
- From a practical point of view, commercial size (lenght of 102 mm) is reached two years after the release, which makes scallop *Pecten maximus* a species particularly interesting for bottom cultivation.

Key words : *Pecten maximus* L., growth, scallop culture.

RESUME

Six lots de juvéniles de coquilles Saint-Jacques d'origines différentes obtenus soit par captage dans le milieu naturel (Saint-Brieuc, Ecosse, Irlande), soit par production en écloserie à Brest en 1981, 1982, 1983, ont été semés à une taille d'environ 3 cm en rade de Brest entre 1977 et 1983.

La croissance, très liée à l'évolution de la température, est bien décrite par un modèle de Von Bertalanffy comportant une modulation sinusoïdale.

La croissance des coquilles obtenues par captage à Saint-Brieuc, en Ecosse et en Irlande, se différencie de celle des coquilles d'origine ; elle a tendance à se rapprocher de la croissance des coquilles brestoises. Il y aurait donc une adaptation de la croissance aux conditions d'environnement de la rade de Brest.

Les coquilles d'écloserie, avec une hauteur maximale moyenne de 107 mm et un K de Von Bertalanffy de 0,7, ont une croissance comparable à celle des populations naturelles dont elles sont issues.

Sur le plan pratique, la taille commerciale (longueur 102 mm) est atteinte deux ans après le lâcher et ce résultat fait de la coquille Saint- Jacques une espèce particulièrement intéressante pour l'élevage sur le fond.

Mots clés : coquille Saint-Jacques, *Pecten maximus L.*, croissance, pectiniculture.

INTRODUCTION

Des essais d'aquaculture extensive de coquilles Saint-Jacques sont menés depuis plusieurs années en Bretagne. Dans un premier temps (de 1975 à 1980), la technique japonaise de captage de naissain a permis d'obtenir des quantités limitées de juvéniles en baie de Saint-Brieuc "Buestel et al. (1979)". Les rendements de captage se révélant trop faibles, des essais ont été effectués avec du naissain importé d'Ecosse (1980) et d'Irlande (1982). Parallèlement, une méthode de production de naissain en écloserie, à partir de reproducteurs brestois, a été mise au point "Buestel et al. (1982)".

Ce naissain a été testé en culture sur le fond, en particulier en rade de Brest, où un programme de repeuplement a été mis en oeuvre depuis 1983 "Dao et al. (sous presse). Nous nous proposons dans ce document d'analyser la croissance de six lots de coquilles Saint-Jacques d'origines différentes, semées sur un même site en rade de Brest. Si la croissance des populations naturelles de coquilles Saint-Jacques Pecten maximus (L.) a été étudiée par de nombreux auteurs "Mason (1957)", "Gibson (1956)", "Buestel et Laurec (1975)", "Antoine (1979)", celle des populations en élevage sur le fond n'a pas encore été décrite. Outre l'aspect pratique concernant la durée d'élevage nécessaire à l'acquisition de la taille commerciale, le transfert de différentes populations sur un même site permet une étude de l'évolution des souches transplantées par rapport aux populations d'origine. Dans la mesure où des différences nettes de croissance existent entre les différents gisements naturels "Antoine (1976)", nous essaierons de savoir si les populations transplantées ont gardé leurs caractéristiques de croissance propres ou si elles ont acquis les caractéristiques du site brestois.

MATERIEL ET METHODE

Origine des juvéniles de coquille Saint-Jacques

- Saint-Brieuc : Le naissain est issu d'expériences de captage dans le milieu naturel durant l'année 1976 "Buestel et al. (1977)". La fixation dans les collecteurs a eu lieu début juillet ; leur tri en octobre a fourni des juvéniles de 15 mm. Le prégrossissement en casiers d'élevage jusqu'à la taille du semis a été effectué en partie en baie de Saint-Brieuc, et en partie en rade de Brest "Buestel et Dao (1979)".
- Ecloserie 1981 : Ce sont les premiers juvéniles produits artificiellement à partir de reproducteurs issus de la rade de Brest "Buestel et al. (1982)".
- Irlande : Captées dans le milieu naturel à Mulroy Bay en 1981, ces coquilles ont été transférées à une taille de 10-15 mm, en novembre de la même année. Le prégrossissement a été fait en rade de Brest.
- Ecloserie 1982-1983 : Les juvéniles ont été produits artificiellement "Buestel et al. (1983, 1985)".

Les principales caractéristiques de ces différents lots de coquilles Saint-Jacques au moment des semis sont données dans le tableau I.

Tableau I : Origines et caractéristiques des juvéniles de coquilles Saint-Jacques au moment des semis

ORIGINE	DATE DU SEMIS	AGE DU SEMIS EN MOIS	NOMBRE	TAILLE MOYENNE EN MM
SAINT-BRIEUC	Mars 1977	9	26 000	26
ECOSSE	Décembre 1980	18	9 000	36
ECLOSERIE 1981	Septembre 1981 à Avril 1982	9 à 12	10 000	30
IRLANDE	Avril à Juillet 1982	9 à 12	110 000	28
ECLOSERIE 1982	Mars à Juin 1983	9 à 12	80 000	25
ECLOSERIE 1983	Mars à Juin 1984	9 à 12	250 000	27

Site des semis

Toutes les expériences sont réalisées sur une même concession expérimentale située dans le fond de la rade de Brest (fig. 1). Le substrat est constitué de vase sableuse recouverte d'une couche superficielle de maërl vivant (Lithothamnium sp.). La profondeur varie de deux à neuf mètres suivant la marée.

Les moyennes de températures et salinités enregistrées quotidiennement depuis 1983 à proximité des semis (nurserie du Tinduff) sont présentées dans la Figure 2. Les valeurs extrêmes enregistrées durant ces trois dernières années sont données dans le Tableau II.

Tableau II : Valeurs extrêmes des températures et salinités pour la période 1983-1986.

	DATE	TEMPERATURE	DATE	SALINITE
MINI	17.01.85 et 17.02.85	6,0° C	24.12.82	22 ‰
MAXI	31.07.83	20,8° C	JUILLET-AOUT 1983	35 ‰

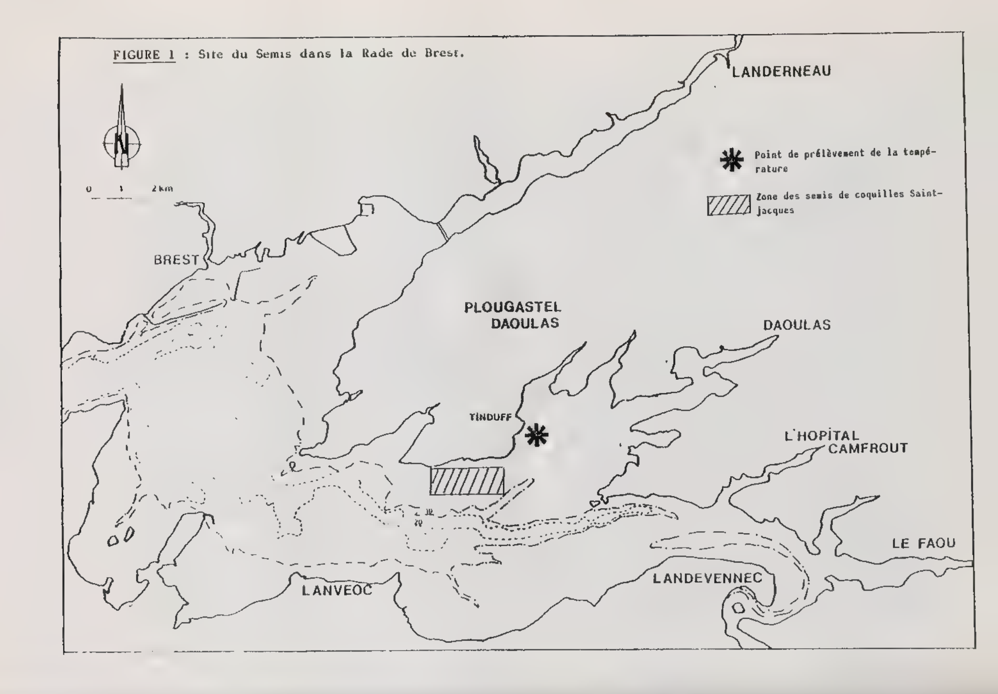


FIGURE 1 : Site du Semis dans la Rade de Brest.

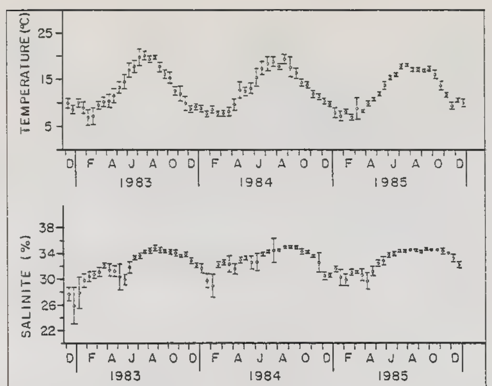


Figure 2 : Température et salinité à proximité de la zone des semis

ECLOSERIE 1981			
DATE	HAUTEUR		
	HAUT MOY.	S	N
23-04-82	30,50	3.20	90
17-03-83	68,60	4 60	20
29-02-84	90,20	4,20	20
22-03-84	92,30	4,00	20
18-04-84	92,60	3,80	30
09-05-84	93.20	4,70	30
17-05-84	91,00	5,50	24
28-05-84	92,70	5,70	28
06-06-84	95 10	3,90	50
14-06-84	93,50	5,10	30
21-06-84	93,55	3,50	20
27-06-84	94,20	5,20	25
25-07-84	97 00	4,50	30
20-07-84	97 00	3,60	30
02-08-84	95,83	5,19	20
17-08-84	96,90	5,50	30
23-08-84	98,30	4,10	30
29-08-84	99 77	5,10	30
04-09-84	99,80	5,10	30
08-10-84	99,77	6,99	30
18-12-84	99,97	4,72	30
18-09-85	102,90	5,20	30
03-12-85	107,50	3,50	30

ECLOSERIE 1983			
DATE	HAUTEUR		
	HAUT MOY.	S	N
15-04-84	27,10	3,50	30
06-09-84	60,60	3,50	30
09-11-84	67,90	4,30	20
18-12-84	66,50	3,50	30
30-01-85	58,00	4,10	50
18-04-85	58,60	3,30	30
20-06-85	74 40	5,10	30
15-11-85	87 90	4 00	30

ECLOSERIE 1982			
DATE	HAUTEUR		
	HAUT.MOY	S	N
01-04-83	25,30	3,40	30
06-07-83	43,04	3.40	24
01-09-83	53.21	5,17	15
10-11-83	95,06	5,12	30
22-03-84	65.40	4 40	20
17-05-84	70,30	5,70	20
08-08-84	72,06	4,18	50
06-09-84	86 33	5,19	24
09-11-84	86,80	3 30	29
19-12-84	88,40	3,90	30
30-01-85	87 60	2 90	50
14-02-85	89,40	3,80	30
05-03-85	88,80	3,40	30
28-03-85	91 00	4,10	30
18-04-85	89,20	4,90	30
15-05-85	90,60	5,00	30
30-05-85	92,10	4,90	30
27-06-85	91,90	4,60	30
10-07-85	94,80	3,60	30
24-07-85	94,50	3,90	30
07-08-85	92,90	5,40	30
28-08-85	93,50	3,50	30
04-09-85	95,80	4,90	30
18-09-85	95,40	3,50	30
02-10-85	96,00	4,80	30
06-11-85	95,50	5,20	30
25-11-85	97 30	5,50	30

ECOSSE			
DATE	HAUTEUR		
	HAUT MOY.	S	N
13-11-80	36,43	4,63	113
10-06-81	48,48	4,43	62
05-11-81	73,33	4,57	30
18-02-82	74,00	5,27	20
05-05-82	74,47	4,01	30
07-07-82	82,36	3,46	35
11-08-82	89,00	3,40	14
08-10-82	91,19	2,58	31
12-01-83	90 73	4 70	30
16-03-83	92,32	3,18	18
07-04-83	92,85	5,00	20
10-11-83	98,27	3,73	30
29-02-84	100,30	4,16	20
22-03-84	101,35	4,66	30
17-05-84	101,60	3,06	20
06-09-84	105,04	4,21	23
08-04-85	106,46	5,01	30
20-06-85	108,90	4,43	20

IRLANDE			
DATE	HAUTEUR		
	HAUT.MOY	S	N
15-05-82	28,50	3.50	30
31-01-83	63,30	3 00	60
16-03-83	64 63	5,31	30
06-07-83	78,60	2,82	30
10-11-83	86,30	4,71	30
29-02-84	87,20	4,65	20
22-03-84	89,65	4,17	20
08-06-84	91,87	3,98	54
06-09-84	96,00	5,17	25
31-01-85	98,21	5,06	51
18-04-85	97,17	4,34	30
20-06-85	102,35	3,76	20
09-10-85	101,37	6,85	30
30-11-85	100,30	5,47	30

SAINT-BRIEUC			
DATE	HAUTEUR		
	HAUT.MOY	S	N
01-03-77	25,93	3,67	205
24-05-77	38 02	3,57	84
04-06-77	38.61	3,72	72
07-07-77	45,50	4,30	97
05-08-77	54,73	5,46	125
25-10-77	64,96	3,58	27
30-03-78	71,75	4,45	38
08-06-78	79,50	4 45	88
17-08-78	85 00	5 30	30
22-09-78	86,48	4,23	51
19-12-78	91,15	4,78	20
17-01-79	90,50	3.87	20
21-02-79	91,70	3,95	20
13-03-79	90,00	3,14	20
17-04-79	92,50	5,07	30
16-05-79	92,14	5,67	21
05-07-79	93,50	4,68	20
21-08-79	96,23	4,97	61
15-10-79	96,00	6.30	47
29-01-80	97,59	5,43	59
05-03-80	98,02	4,63	40
23-05-80	98,00	5,20	14
10-06-80	99,74	5,02	127
25-06-80	100,00	5,40	27
16-10-80	105,50	5,18	30
26-02-81	103,50	3 90	20
09-04-81	104,47	5,60	15

Tableau 3 - Mesures effectuées :

- hauteur moyenne au mm inférieur près sur la valve gauche
- écart type S
- Effectif de l'échantillon N.

Modalités des semis

Les juvéniles sont semés à la volée à partir d'un bateau sur des zones balisées. La densité moyenne au départ est comprise entre 2 et 4 individus par mètre carré.

Périodicité et modalités des prélèvements

Les prélèvements sont effectués en plongée sur un point situé approximativement au centre des zones de semis. Les premiers individus repérés sont collectés (20 au minimum).

Divers paramètres biologiques sont mesurés dont la hauteur (de la charnière au bord ventral) de la valve gauche (tabl. III), ainsi que les hauteurs aux différents anneaux d'arrêt hivernal de croissance (tabl. IV). Toutes les mesures sont effectuées à la règle et au millimètre inférieur près.

Les objectifs poursuivis au cours des diverses expériences ont changé au cours des années et la périodicité des prélèvements est donc elle-même variable. Elle est relativement régulière pour les populations de Saint-Brieuc, d'Ecosse, d'écloserie 1982 et d'Irlande (étude de la survie et de la croissance). En revanche, les données sont fragmentaires pour les populations d'écloserie 1981 (étude de la maturation durant l'année 1984), et d'écloserie 1983 (début de la courbe de croissance).

Traitement des données

La croissance de la coquille Saint-Jacques étant fortement influencée par les saisons, on peut la décrire par le modèle de Von Bertalanffy en introduisant une modulation saisonnière. Ce type de modèle a été utilisé par divers auteurs, en particulier "Buestel et Laurec (1976)", "Ménesguen *et al.* (1984)". Le modèle proposé par "Ménesguen *et al.* (1984)" sera utilisé. L'équation de la courbe de croissance s'écrit :

$$H = H\infty \quad 1 - \exp(- k\ (t-t_0) + K'\ \sin\ (\omega t + \varphi))$$

$H\infty$ = Hauteur maximale asymptotique

K = Paramètre de Von Bertalanffy relié à la rapidité globale de croissance

K' = Amplitude algébrique de la modulation saisonnière

ω = Pulsation de la modulation (égale à 2π si les âges sont exprimés en années et les angles en radians)

φ = Phase de la modulation ; positionne le minimum de croissance dans l'année

t_0 = Paramètre de calage temporel sans signification biologique.

Le critère d'ajustement aux données est celui des moindres carrés selon l'axe des tailles. Un logiciel mis au point par Ménesguen a été utilisé pour le traitement de ces données.

RESULTATS ET DISCUSSION

Courbe de croissance : description

Les courbes de croissance sont présentées Figures 3 et 4 et les paramètres des équations dans le tableau IV.

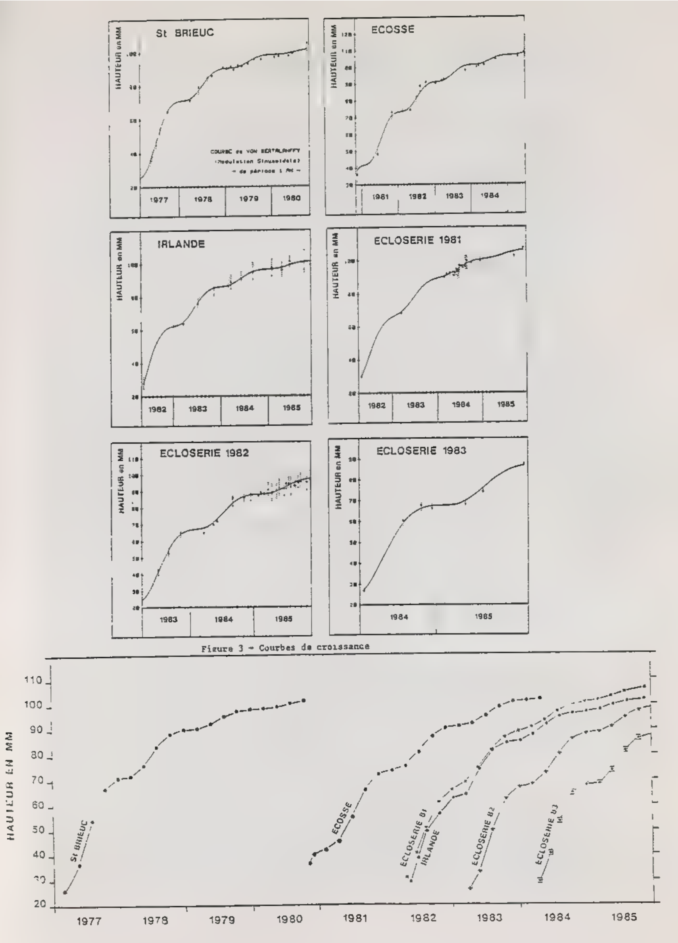


Figure 3 - Courbes de croissance

Figure 4 : Courbes de croissance situées dans le temps

Tableau IV : Paramètres de croissance des populations de coquilles Saint-Jacques semées en rade de Brest

LOT	H∞	K	K'	K'/K	φ	t_0
SAINT-BRIEUC	104,34	,88	,13	,15	2,59	-,22
ECOSSE	114,48	,57	,08	,14	2,66	,28
IRLANDE	106,22	,80	,10	,12	3,13	-,11
ECLOSERIE 81	111,64	,71	,06	,08	2,83	-,22
ECLOSERIE 82	106,69	,76	,11	,14	2,58	-,21
ECLOSERIE 83	102,85	,82	,13	,16	2,79	-,25

L'ensemble des courbes présente une évolution identique avec une succession de phases bien différenciées. La croissance est maximum en été avec une intensité d'autant plus forte que les coquilles sont jeunes. Elle diminue progressivement à partir du mois de septembre pour s'arrêter entre décembre et avril. La Figure 5, qui donne l'accroissement journalier moyen en microns calculé à partir de l'équation de la courbe de croissance pour le lot écloserie 1982, permet de visualiser plus précisément cette évolution. Elle montre aussi la très bonne relation entre la croissance en longueur et la température, comme l'a déjà signalé "Mason (1957)" sur les coquilles Saint-Jacques de l'île de Man.

"Gibson (1956)" et "Mason (1957)" ont montré que l'arrêt de croissance est marqué par un anneau généralement bien visible au bord de la coquille en avril-mai. Les hauteurs aux anneaux des divers lots (tabl. V) sont très proches des valeurs théoriques calculées d'après les équations des courbes modulées, soulignant ainsi les bons ajustements obtenus.

Cette description générale ne tient pas compte des accidents possibles. Par exemple, un arrêt de croissance a été observé durant tout le mois d'août 1985, coïncidant exactement avec le développement dans la rade de Brest d'un bloom de dinoflagellés : Gyrodinium aureolum qui semble bien être toxique pour les coquilles Saint-Jacques. Cet arrêt a occasionné le marquage d'un anneau caractéristique sur toutes les coquilles Saint-Jacques de la rade. De tels anneaux avaient également été observés en rade de Brest en septembre 1978 (pas de cause identifiée), et en août 1983 (présence simultanée de Gyrodinium). "Mason (1985)" a également noté, durant l'été 1960, la formation d'un anneau sur les coquilles Saint-Jacques de toute la zone de la mer de Clyde en Ecosse, en stipulant l'action d'un facteur d'environnement très étendu. Ce facteur indéterminé pourrait bien être le développement d'un bloom phytoplanctonique toxique du type de celui détecté en 1985 en rade de Brest.

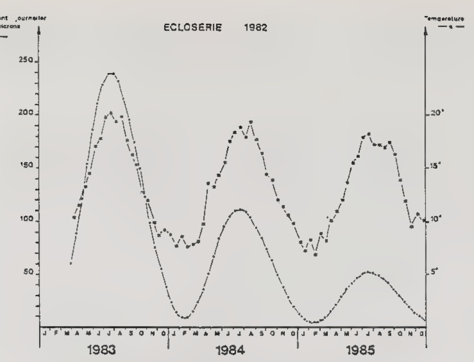


Figure 5 : Température et accroissement journalier calculé à partir de l'équation de la courbe de croissance du lot écloserie 1982

			ST-BRIEUC	ECOSSE	IRLANDE	ECL 81	ECL 82	ECL 83
ANNEAU 2	OBSERVE	Moyenne	73,3		63,1	67,0	67,2	67,2
		Ecart type	4,5		4,4	6,3	5,8	3,6
		Effectif	328		68	87	28	90
	CALCULE		71,4		62,8	66,6	57,2	67,6
ANNEAU 3	OBSERVE	Moyenne	90,6	73,3	86,7	90,8	88 2	
		Ecart type	4,5	4,2	5,4	4,8	4,6	
		Effectif	193	181	69	90	69	
	CALCULE		90,7	73,4	86,6	89,8	88,3	87,4
ANNEAU 4	OBSERVE	Moyenne	98,5	90,8	98,7	101,8		
		Ecart type	4,3	3,5	6,7	3,3		
		Effectif	63	112	29	30		
	CALCULE		98,6	91,3	97,5	100,8	98,1	96,1
ANNEAU 5	OBSERVE	Moyenne		100,4				
		Ecart type		3,5				
		Effectif		43				
	CALCULE		102,0	101,3	102,3	106,3	103,7	99 9

Tableau V : Hauteurs aux anneaux d'arrêt de croissance hivernal mesurées sur la valve droite, et minimums théoriques correspondant, calculés d'après les équations de croissance.

Comparaison des divers lots semés, situation par rapport aux populations d'origine

Pour la comparaison de la croissance, l'ajustement d'une courbe de Von Bertalanffy modulée fournit les paramètres suivants :

$H\infty$ = Hauteur maximum asymptotique

K = Indicateur de la rapidité globale de la croissance

K'/K = Indicateur de l'intensité relative du ralentissement hivernal

φ = Indicateur du moment de ralentissement maximum de la croissance.

En fait, les possibilités de comparaison avec les données dont nous disposons s'avèrent limitées pour les raisons suivantes :

- Les expériences de semis se sont déroulées à des époques différentes, de 1977 à 1985, et leur comparaison implique que les variations des conditions d'environnement influent de manière peu importante sur la croissance globale. L'examen des données de Faure en 1951, 1953 et en 1966, et des données de Buestel et Laurec en 1974 et 1975, montrent une stabilité de la croissance en rade de Brest, autorisant en première approximation la comparaison.

- La croissance de chaque lot n'est suivie que durant les trois (écloserie 1982) ou quatre premières années (écloserie 1981, Irlande, Ecosse, Saint-Brieuc), ce qui peut entraîner une imprécision dans l'estimation de la hauteur maximale asymptotique, et corrélativement, des erreurs sur les autres paramètres.

Nous noterons toutefois que, pour la coquille Saint-Jacques, la croissance est rapide dans les premières années avec une hauteur maximale quasiment atteinte vers l'âge de 6 ans. Dans ces conditions, les données disponibles paraissent suffisantes pour une estimation correcte des paramètres.

Paramètres de croissance des populations en culture

Pour les trois lots les mieux suivis (Saint-Brieuc, Ecosse et écloserie 1982), les paramètres K /K' et φ ont des valeurs très proches. L'intensité relative du ralentissement hivernal et le moment du ralentissement maximum de croissance restent donc équivalents pour ces trois lots qui recouvrent toute la durée des expériences. Les caractéristiques du ralentissement hivernal restent donc globalement constantes, elles dépendent vraisemblablement, en grande partie, de l'évolution de la température, comme le montre la Figure 5. Ceci conforte l'hypothèse faite plus haut qu'il existe une certaine constance dans la croissance au sein d'un même gisement.

Les populations de Saint-Brieuc, d'Irlande et d'écloserie sont relativement proches avec des valeurs de $H\infty$ faibles et des valeurs de K fortes traduisant un métabolisme élevé. La population d'Ecosse se distingue de ce groupe avec un $H\infty$ plus fort et un K plus faible.

Comparaison des paramètres de croissance des populations en culture avec ceux des populations d'origine

La comparaison des croissances de chaque lot semé avec les croissances observées chez les populations d'origine s'effectuera à partir des données disponibles dans la littérature qui sont consignées dans le Tableau VI.

Tableau VI : Paramètres de croissance des populations naturelles les plus proches des lots transplantés. Dans tous les cas, le calcul des paramètres a été fait à partir des anneaux d'arrêt de croissance

LOT	H ∞	K	t_o	SOURCES
SAINT-BRIEUC	124,21	0,56	0,09	Buestel et Laurec 1976
BREST	106,75	0,66	0,13	Buestel et Laurec 1976
BREST	110,60	0,57	0,07	Calcul d'après les données de Faure 1956
IRLANDE	125,08	0,54	0,17	Calcul d'après les données de Slaton 1981
ILE DE MAN	128,00	0,38	0,62	Pope et Mason 1980

* Il n'y a pas de données disponibles pour la population d'Ecosse, aussi les données de l'île de Man ont été prises comme référence.

Pour comparer ces données obtenues à partir d'un ajustement de la courbe de Von Bertalanffy non modulées aux données de notre étude, les valeurs des paramètres correspondant au modèle non modulé ont été recalculées (tabl. VII).

Tableau VII : Valeurs des paramètres H∞ et K de la courbe de Von Bertalanffy non modulée pour les lots en élevage sur le fond

LOT	H ∞	K
SAINT-BRIEUC	103,06	0,96
ECOSSE	113,25	0,58
IRLANDE	105,79	0,84
ECLOSERIE 81	113,91	0,69
ECLOSERIE 82	104,56	0,85

Les paramètres de croissance de la population naturelle de la rade de Brest, estimés à partir de données récoltées en 1975-1976 sur plusieurs stations réparties dans la rade, sont peu différents de ceux des coquilles d'écloserie.

En revanche, des différences très nettes apparaissent entre les valeurs de H∞ et K pour les populations transplantées par rapport aux populations d'origine. On observe sur la Figure 6 une véritable translation de ces valeurs qui se rapprochent ainsi de celles de la population naturelle brestoise. Cette évolution prouverait l'influence prépondérante de l'environnement sur la croissance.

La différence entre les populations naturelles brestoises et briochines avait déjà été discutée "Buestel et Laurec (1975)". La valeur plus grande de K à Brest, traduisant un métabolisme plus élevé, avait été reliée à la différence de cycle sexuel. Les coquilles brestoises ont en effet une activité sexuelle continue sur l'année alors que celles de Saint-Brieuc ne sont mûres qu'au printemps et en été. Il se trouve que, malgré certains indices de changement de comportement sexuel au début du semis (acquisition précoce de la maturité sexuelle "Antoine et al. (1978)", le cycle de maturation des transplants de Saint-Brieuc est resté de type briochin. Puisque parallèlement les coquilles Saint-Jacques de Saint-Brieuc transplantées ont changé de type de croissance, l'hypothèse d'une relation entre une valeur de K élevée et une activité sexuelle continue doit désormais être rejetée. L'influence de l'environnement semble donc primordiale pour la croissance alors qu'une composante génétique serait prépondérante pour la maturation.

CONCLUSIONS

L'étude de la croissance de différentes souches de coquilles Saint-Jacques en élevage sur le fond dans la rade de Brest confirme certains éléments connus pour *Pecten maximus*. En particulier, elle met bien en évidence le lien entre l'intensité de la croissance en taille et la température. Ce lien confère à la croissance un caractère très saisonnier avec un arrêt hivernal qui occasionne le marquage d'un anneau sur la coquille. Du fait des variations très fortes du taux de croissance au cours de l'année, le modèle simple de Von Bertalanffy n'est pas très bien adapté pour une description fine de la croissance. Une composante sinusoïdale incorporée au modèle permet cette description.

Au-delà de ces diverses confirmations, un certain nombre d'éléments nouveaux sont apportés :

- Pour les coquilles obtenues par captage en milieu naturel en baie de Saint-Brieuc, en Irlande et en Ecosse, et semées dans la rade de Brest, les résultats trouvés pour H∞ et K sont relativement proches de ceux des coquilles naturelles brestoises, et assez éloignés des valeurs connues dans la littérature pour les populations d'origine. Il semble donc bien qu'il y ait eu une adaptation de la croissance de ces populations transplantées aux conditions d'environnement brestoises. Pour la population de Saint-Brieuc, cette adaptation de la croissance n'a pas été accompagnée d'une adaptation au niveau du cycle sexuel, qui est resté différent du cycle brestois. Ceci semble indiquer que, dans ce cas, les processus de maturation sont déterminés génétiquement.

Des accidents de croissance concomitants de la présence du dinoflagellé *Gyrodinium aureolum* ont pu être mis en évidence. Le blocage de la croissance, qui peut durer plus d'un mois, est accompagné du marquage d'un anneau d'arrêt caractéristique.

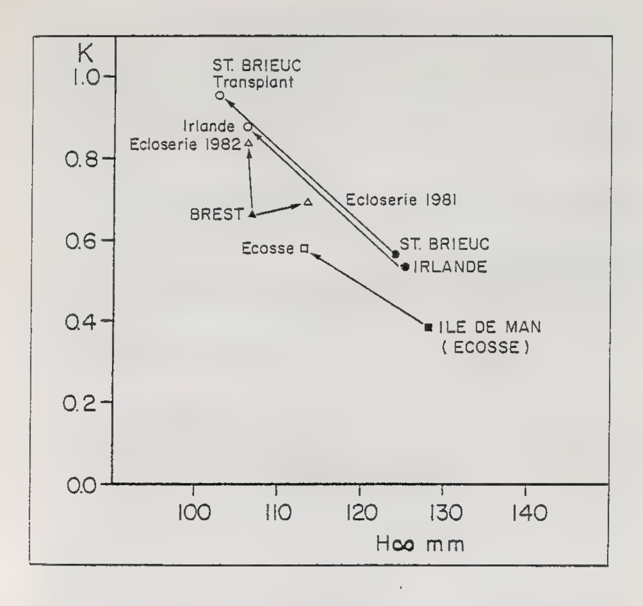


Figure 6 - Comparaison des H∞ - K

(en minuscules) Différents lots semés en rade de Brest
(en majuscules) Caractéristiques des populations indigènes

Pour les coquilles produites en écloserie à partir de reproducteurs sauvages issus de la rade de Brest, la croissance en taille est tout à fait comparable à celle des coquilles naturelles. Avec un $H\infty$ de 107 et une vitesse de croissance assez forte (K = 0,7), la taille commerciale (longueur de 102 mm, correspondant à une hauteur de 90 mm) est atteinte deux ans après le semis, soit trois ans après la ponte en écloserie. Ces performances font de la coquille Saint-Jacques une espèce très prometteuse pour la conchyliculture.

REMERCIEMENTS

Nous remercions A. Ménesguen pour le prêt du programme d'ajustement de la courbe de von Bertalanffy modulée.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANTOINE, L., GAREN, P. et LUBET, P., 1979. Conséquence sur la maturation et la croissance d'une transplantation de naissain de Pecten maximus (L.). Cah. Biol. Mar., Tome XX : 139-150.

ANTOINE, L., ARZEL, P., LAUREC, A. et MORIZE, E., 1976. La croissance de la coquille Saint-Jacques (Pecten maximus L.) dans les divers gisements français. Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer, 175 : 85-90.

ANTOINE, L., 1979. La croissance de la coquille Saint-Jacques (Pecten maximus) et ses variations en Mer Celtique et en Manche. Thèse 3è cycle, U.B.O. Brest : 148 p.

BUESTEL, D. et LAUREC, A., 1976. Croissance de la coquille Saint-Jacques (Pecten maximus) en rade de Brest et en baie de Saint-Brieuc. Haliotis, 5 : 173-177.

BUESTEL, D., DAO, J.C. et LEMARIE, G., 1979. Collecte de naissain de pectinidés en Bretagne. Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer, 175 : 80-84.

BUESTEL, D. et DAO, J.C., 1979. Aquaculture extensive de la coquille Saint-Jacques : résultats d'un semis expérimental. La Pêche Maritime,n° 1215, juin 1979 : 361-365.

BUESTEL, D., COCHARD, J.C., DAO, J.C. et GERARD, A., 1982. Production artificielle de naissain de coquilles Sant-Jacques Pecten maximus L. Premiers résultats en rade de Brest. Vie Marine, 4 : 24-28.

BUESTEL, D., COCHARD, J.C. et GERARD, A., 1983. Production artificielle de naissain de coquilles Saint-Jacques Pecten maximus L. Résultats obtenus en 1982 en rade de Brest. 4th Pectinid Worksnop, Aberdeen, Scotland, May 1983.

BUESTEL, D., GUENOLE, A. et MINGANT, C., 1985. Prégrossissement du naissain de coquilles Saint-Jacques Pecten maximus L. en structures de fond avec accès en plongée sous-marine : aspect technologique. Cinquième Réunion Internationale sur les Pectinidés, La Corogne, 6-12 mai 1985.

DAO, J.C., GERARD, A., HALARY, C. et COCHARD, J.C. (sous presse). Le programme de repeuplement de coquilles Saint-Jacques : finalité, résultats et perspectives. Colloque Franco-Japonais, Marseille, Septembre 1985.

FAURE, L., 1956. La coquille Saint-Jacques (Pecten maximus L.) de la rade de Brest. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 20(2) : 119-131.

GIBSON, F.A., 1956. Escallops (Pecten maximus L.) in Irish waters. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., 27 : 253-271.

MASON, J., 1957. The age and growth of the scallop Pecten maximus L. in Manx waters. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 36 : 473-492.

MASON, J., 1985. Scallop and queen fisheries in the british isles. Farnhann, Fishing News Books Ltd : 143 p.

MENESGUEN, A., FLASSCH, J.P. et NEDELEC-ARZEL, J., 1984. Utilisation de l'analyse mathématique de la croissance dans la comparaison de diverses techniques d'élevage de la palourde. Oceanol. Acta, 7 : 499-507.

POPE, J.A. et MASON, J., 1980. The fitting of growth curves for Pecten maximus L. ICES, C.M. 1980/K:28 : 5 p.

SLATER, J., 1981. A. Report on the 1980 research programme to assess the potential of Mulroy Bay. C.D. Donegal for Shellfish Mariculture. Mimeo 70 p.

HALIOTIS, 16 (1987) : 479 - 487

UTILISATION DU MODELE DE VON BERTALANFFY COMME DESCRIPTEUR DE LA CROISSANCE ABSOLUE DE LA COQUILLE D'UN PECTINIDE FOSSILE: PECTEN (GIGANTOPECTEN) LIGERIANUS (D.et D.).

par

Madeleine BONGRAIN

Rue de la Pachère, 64260 ARUDY et Département des Sciences de la Terre,Université Claude-Bernard,Lyon I, 27-43 bd du 11 Novembre, 69622 VILLEURBANNE (France)

ABSTRACT : APPLICATION OF THE VON BERTALANFFY MODEL TO THE GROWTH SHELL OF A FOSSIL PECTINID : PECTEN (GIGANTOPECTEN) LIGERIANUS (D.et D.)

The von Bertalanffy equation is commonly used in the population dynamics of living Bivalves,chiefly Pectinids.But it had never been applied to paleontological studies.For the first time,it was used in a study of the shell growth of a giant miocene Pectinid: Pecten (Gigantopecten) ligerianus (D.et D.) from the langhian "faluns" of the western french outcrops (Anjou-Touraine).In this fossil population,the values of the two parameters,k and h_∞ are very closed to those relating to the biggest living Pectinids with comparable sizes and longevities.For these recent scallops,k and h_∞ are the highest known among Pectinids.Besides,in the fossil deposit,average growth rates both to Noyant-sous-le Lude and Savigne-sur-Lathan regions are not significantly different.Depth and small area of the whole bed must explain this homogeneity.

KEY WORDS : Absolute growth, von Bertalanffy model, Pectinids, living and fossil shells, french Miocene.

RESUME :

L'équation de von Bertalanffy vient d'être utilisée pour la première fois en paléontologie à propos de l'étude de la croissance d'un Pectinidé fossile du Miocène: Pecten (Gigantopecten) ligerianus (D.etD.) des faluns langhiens de l'ouest de la France.Pour cette population fossile,les valeurs des paramètres k et h_∞ de l'équation de croissance absolue sont très proches de celles obtenues pour les grands Peignes actuels ayant des tailles et des longévités comparables et chez lesquels on observe les plus fortes valeurs des couples k et h_∞.De plus,dans le gisement fossile étudié,il n'existe pas,au sens statistique de l'expression,de différence significative entre les taux moyens de croissance concernant les individus de la région de Noyant-sous-le Lude,d'une part,et ceux des environs de Savigné-sur-Lathan, d'autre part.La profondeur du gisement étudié et sa faible superficie pourraient expliquer cette homogénéité.

MOTS CLES : Croissance absolue, modèle de von Bertalanffy, Pectinidés,formes actuelles et fossiles, Miocène français.

INTRODUCTION

L'équation de von Bertalanffy est couramment utilisée en dynamique des populations pour rendre compte de la croissance absolue de la coquille des Pectinidés comestibles actuels: Patinopecten caurinus (HAYNES et HITZ,1971);Aequipecten opercularis (BROOM,1976);Placopecten magellanicus (POIRIER,1977);Pecten maximus (ANTOINE,1979).Son emploi requiert l'identification des stries majeures annuelles qui matérialisent,sur la face externe des valves de ces "coquilles St-Jacques",la périodicité de leur croissance.En effet,la hauteur à chacune de ces stries est la variable qui permet de déterminer les constantes k et h_∞ de cette équation.

L'application de ce modèle mathématique à la croissance de la coquille d'une espèce fossile ne peut être faite que si le matériel étudié remplit deux conditions préalables:

1- il doit être autochtone, c'est à dire fossilisé dans son milieu de vie, sans remaniements ultérieurs. Dans le cas contraire -notamment mélanges par déplacements de faunes issues de biotopes différents- les résultats obtenus ne permettraient pas d'appréhender les caractéristiques écologiques des paléomilieux ni, a fortiori, d'envisager des comparaisons entre ces derniers;

2- son état de conservation doit permettre un décryptage rapide et fiable des stries majeures annuelles de croissance.

MATERIEL ET METHODES

1. Le matériel étudié comprend deux échantillons constitués de valves gauches d'individus âgés et prélevés dans les faluns du bassin langhien de Noyant-Savigné (Maine et Loire) dont la superficie est d'environ 30 km^2 (cf cartes, in BONGRAIN, 1986). Son autochtonie semble démontrée (CHARRIER, 1979) et confirmée par la présence d'individus bivalves et trouvés en position de vie (BONGRAIN, 1986).

Chez Pecten (G.) ligerianus, la reconnaissance des stries majeures de croissance a été faite en formulant l'hypothèse que la biologie et les exigences écologiques des Pectinidés du plateau continental sont restées pratiquement les mêmes depuis le Miocène. Dans ce contexte, on peut donc admettre une périodicité annuelle pour ces stries. Sur la face externe des valves, ces dernières se répartissent ainsi (fig. 1_a et 1_b):

- 5 stries bien espacées couvrant les stades juvénile et adulte;
- un ensemble de stries très serrées, seulement observables chez les individus âgés et constituant ce que j'ai appelé (BONGRAIN, 1984) les bourrelets gérontiques (palléal, auriculaires et ligamentaire). Ces bourrelets peuvent comporter jusqu'à une quinzaine de stries ce qui porte à une vingtaine d'années la longévité de cette espèce, longévité comparable à celle donnée par MASON (1957) pour Pecten maximus de l'île de Man.

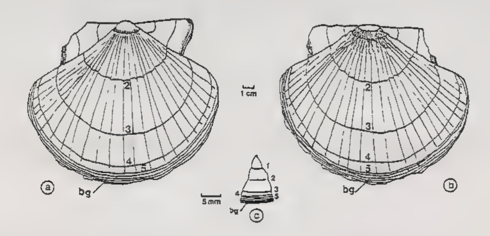


Fig.1 - Les stries annuelles de croissance chez Pecten (G.) ligerianus: a- valve droite; b- valve gauche; c- fond du résilifer. (1 à 5: stries des stades juvénile et adulte; bg: stries des bourrelets gérontiques)

Cependant, seules les hauteurs aux cinq premières stries ont été prises en compte dans les calculs des paramètres de l'équation de croissance. Le remaniement constant du bord palléal nouvellement calcifié qui se produit in vivo ainsi que l'importance des incertitudes relatives sur les mesures ont en effet conduit à éliminer les stries des bourrelets gérontiques.

Afin de faciliter l'identification des stries majeures à la surface des valves, les coquilles ont été mouillées. Cette technique a pour effet de faire apparaître des traces de pigments qui soulignent les stries. Les hauteurs à chacune de ces stries ont ensuite été mesurées, sous lumière rasante, avec un compas à pointes sèches et à bras articulés. De plus, l'observation du fond des fossettes chondrophores a permis de contrôler la validité des identifications. En effet, chez les vivants, les plaques aragonitiques qui encadrent la partie élastique du résilium et en assurent l'ancrage au fond de la fossette portent des stries de croissance. MERRILL et al. (1961) ont montré, à propos de Placopecten magellanicus, qu'il existe une bonne corrélation entre le nombre de stries majeures observables sur la face externe des valves et celui compté sur les plaques du résilium. D'après ces auteurs, ces plaques internes seraient moins sensibles aux variations de l'environnement que le bord palléal de la coquille et sembleraient ainsi à l'abri des traumatismes. Elles n'enregistreraient donc pas les stries surnuméraires accidentelles et permettraient de reconnaître les stries majeures périodiques avec plus de sûreté.

Chez les Pectinidés fossiles, les plaques aragonitiques sont, dans la majorité des cas, détruites au cours de la diagenèse mais leurs empreintes sont bien conservées au fond du résilifer et les stries majeures peuvent y être décomptées (fig. 1_c).

2. L'équation de croissance utilisée est la suivante:

$$h_t = h_\infty (1 - e^{-k (t-t_0)})$$

dans laquelle:

- h_t = hauteur à la strie à l'âge t;
- h_∞ = hauteur maximale spécifique pouvant être théoriquement atteinte dans un milieu donné;
- k = constante métabolique de croissance dans le milieu considéré; indique la vitesse à laquelle l'animal se rapproche de la taille asymptotique;
- t_0 = instant théorique où h = 0.

L'utilisation d'une fonction exponentielle se justifie par le fait que le taux de croissance, maximal au début de la sécrétion de la dissoconque, diminue progressivement avec le temps.

L'ajustement au modèle de von Bertalanffy peut se faire, entre autres, comme préconisé par WALFORD (1946), par la méthode des moindres carrés. Pour cela, on calcule l'équation de la droite de régression de h_{t+1} en h_t (fig.2):

$$h_{t+1} = a\, h_t + b$$

La pente, a, de cette droite permet le calcul des paramètres k et h_∞ de l'équation de croissance par l'intermédiaire des deux formules suivantes:

$$a = e^{-k}, \quad \text{d'où} \quad k = \frac{-\log a}{-\log e} \qquad \text{et}$$

$$h_\infty = \frac{b}{1 - a}$$ dans laquelle b représente l'ordonnée à l'origine.

RESULTATS

Les équations de croissance obtenues sont les suivantes:

1- Echantillon de Noyant-sous-le Lude (32 valves gauches gérontiques) :

$$h_t = 173,7\ (1 - e^{-0,332\ (t-0,404)})$$

h_t étant exprimée en mm;

2- Echantillon de Savigné-sur-Lathan (54 valves gauches gérontiques):

$$h_t = 171,3\ (1 - e^{-0,314\ (t-0,340)})$$ (cf fig.3).

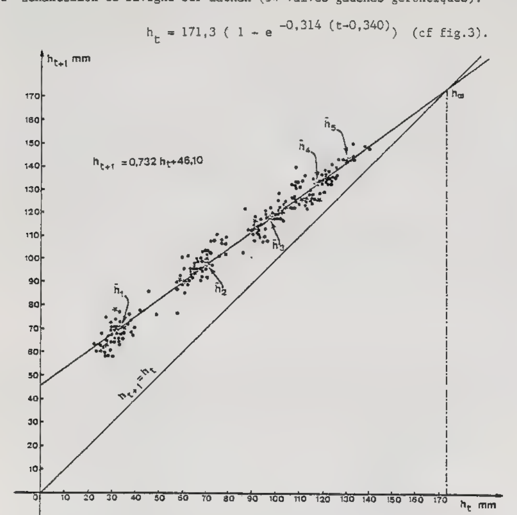


Fig.2 - P. (G.) ligerianus.Détermination des paramètres de l'équation de von Bertalanffy par la méthode de Ford-Walford pour l'échantillon de 54 valves gauches de la région de Savigné (h_t: hauteur à la strie à l'âge t,en abscisses; h_{t+1}: hauteur à la strie à l'âge t+1,en ordonnées; h_∞ :hauteur maximale pouvant être atteinte dans la région; étoiles blanches : valeurs moyennes ajustées pour chaque strie)

La méthode de Ford-Walford,du fait de la dépendance statistique existant entre les points expérimentaux h_{t+1} et h_t,ne permet pas une inférence statistique des coefficients k et h_∞ caractérisant les croissances moyennes au sein de différents échantillons.Ces croissances moyennes ont donc été appréhendées sous un autre angle: on a établi l'équation de croissance individuelle de chacun des spécimens constituant un échantillon et calculé la valeur moyenne des différents k obtenus.La distribution de ces derniers est normale comme le montre l'ajustement qui a été fait à la loi de Laplace—Gauss (fig.4 et Tabl.1) par l'intermédiaire du test du χ^2, et ceci aussi bien pour l'échantillon de la région de Noyant que pour celui des environs de Savigné.La comparaison de leurs valeurs moyennes à l'aide du test t de Student (précédé de la comparaison des variances par le test F de Snedecor), montre qu'il n'existe pas, au sens statistique de l'expression,de différence significative,au seuil de 5%,entre les moyennes des k

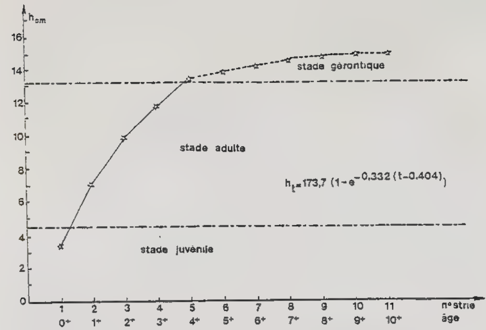


Fig.3 - Etude de la croissance absolue chez Pecten (G.) ligerianus: courbe de croissance moyenne concernant l'échantillon des environs de Savigné.(en tiretés,la portion obtenue en tenant compte d'une partie de la croissance du stade gérontique).

des deux échantillons considérés (tabl.2).

Notons,par ailleurs,que ces nouvelles valeurs des k et h_∞ moyens sont très proches de celles obtenues par la méthode de Ford-Walford,comme en témoignent les résultats consignés dans les tableaux 2 et 3.

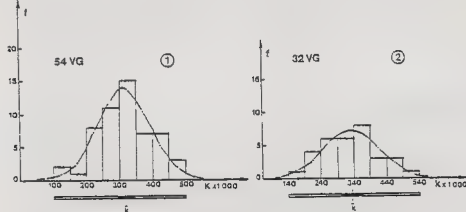


Fig.4 - Pecten (G.) ligerianus.Croissance individuelle: distribution de fréquences de la constante métabolique de croissance,k. 1- échantillon de la région de Savigné (54 VG); 2- échantillon des environs de Noyant (32 VG).

GISEMENT	Var.	$\bar{M}$	s_m	χ^2	ddl	
Noyant (N=32)	k	0,3354	0,0152	0,986	2	NS
	h_∞ (mm)	179,2	4,3341			
Savigné (N=54)	k	0,3169	0,0107	2,149	3	NS
	h_∞ (mm)	176,8	3,3464			

Tabl.1 - P.ligerianus.Croissance individuelle: paramètres statistiques caractérisant les distributions des constantes k et h_∞ dans les deux échantillons étudiés (s_m: erreur standard à la moyenne; ddl: degrés de liberté; NS: test non significatif au seuil de 5%).

Tabl.2 - Pecten (G.) ligerianus.Constante métabolique de croissance,k: comparaison des moyennes obtenues pour chacun des deux échantillons étudiés.(F: test de comparaison des variances;t:test de comparaison des moyennes).

GISEMENTS	F	ddl		t	ddl	
Savigné et Noyant	1,183	53 et 31	NS	1,0054	84	NS

Tabl.3 - Pecten (G.) ligerianus.Paramètres k et h_∞ obtenus par la méthode de FORD-WALFORD. 1- échantillon de la région de Savigné; II- échantillon des environs de Noyant.

ORIGINE	DUP (max. cm)	H_∞ cm	K	t_0	n°strie	hauteur observee	hauteur calculée	différence %
I région de Savigné (N=54)	17,15	17,13	0,314	0,340	1	3,11	3,21	+3,22
					2	6,70	6,96	+3,88
					3	9,79	9,70	-0,92
					4	11,89	11,70	-1,60
					5	13,10	13,16	+0,49
II région de Noyant (N=32)	17,10	17,37	0,332	0,404	1	3,03	3,12	+2,97
					2	6,83	7,14	+4,54
					3	10,20	10,03	-1,67
					4	12,29	12,11	-1,46
					5	13,51	13,59	+0,59

DISCUSSION

Remarque préalable:

Au cours de cette discussion,la croissance de Pecten (G.) ligerianus sera principalement comparée à celle de Pecten maximus,ceci pour deux raisons essentielles:

-d'une part,la croissance de la coquille de P.maximus a fait,de la part d'ANTOINE (1979) l'objet d'une étude mathématique approfondie qui facilite les comparaisons;

-d'autre part et surtout,la coquille de cette grande forme actuelle présente une ontogenèse et des caractères morpho-fonctionnels proches de ceux de P.(G.) ligerianus qui font qu'elle a été prise pour "modèle" dans l'étude biométrique qui a été réalisée antérieurement chez l'espèce fossile (BONGRAIN,1986).

1- Pour von BERTALANFFY (1973,traduction CHABROL),un organisme est considéré comme un ensemble hiérarchisé de systèmes ouverts qui échangent continuellement de la matière avec leur environnement.La croissance d'un animal dans un milieu donné peut alors être envisagée comme le bilan des phénomènes de synthèse et de dégradation de la matière vivante que sont l'anabolisme et le catabolisme.Il y a croissance tant que les premiers l'emportent sur les seconds.

Ainsi,d'après ANTOINE (1979) considérant la croissance des Pectinidés,des valeurs élevées des couples k et h_∞ traduisent "une forte activité métabolique alliée à des conditions trophiques particulièrement favorables et donc à un anabolisme élevé."

Les valeurs des k et h_∞ obtenues pour Pecten (G.) ligerianus sont comparables à celles données par ce même auteur (ANTOINE,1979,tabl. 2.7, p.52) pour trois populations de Pec-

tinidés appartenant aux plus grandes espèces actuelles: Pecten maximus (large de la Baie de Seine), Patinopecten caurinus (détroit de Georgia, Washington, Canada) et Mizuhopecten yessoensis (lac Saroma, Japon). Ce sont les plus fortes valeurs des couples k et h_∞ observées chez les Pectinidés actuels.

Signalons, toutefois, que Pecten (G.) ligerianus est considéré, d'après la faune et la flore accompagnatrices, comme une espèce de mers chaudes -tropicales à sub-tropicales- (CHARRIER et al., 1980) alors que Pecten maximus vit en eaux tempérées et que Patinopecten caurinus et Mizuhopecten yessoensis sont des espèces de mers froides. Cette remarque suggère que la température, qui a sans conteste une grande influence sur la formation et la localisation temporelle des arrêts périodiques de croissance, ne serait qu'un facteur parmi d'autres intervenant au cours des périodes de croissance proprement dite. On conçoit alors que des espèces vivant dans des conditions climatiques différentes puissent développer des stratégies de croissance aboutissant à des résultats semblables: réalisation de formes de grande taille et de longue durée de vie dans le cas étudié.

2- ANTOINE (1979), toujours à propos de Pecten maximus, a étudié les variations concomitantes des paramètres de croissance k et h_∞ dans divers gisements des côtes françaises (rade Brest et Manche). En reportant sur un graphique les différentes valeurs de h_∞ en abscisses et les valeurs correspondantes de k en ordonnées, cet auteur a constaté que la distribution des points se faisait selon trois gradients: géographique, bathymétrique et trophique. Il a interprété ainsi ses résultats:

- le gradient géographique est caractérisé par un accroissement de h_∞ et une diminution corrélative de k et il rendrait compte soit d'une baisse des températures moyennes avec la latitude, soit du passage d'un milieu océanique franc à un milieu plus continental;

GISEMENTS	k	h_∞
BREST	0,663	106,75
St BRIEUC	0,564	124,21
baie de SEINE (côte)	0,569	139,23

Tabl.4 – Valeurs des paramètres de croissance, k et h_∞ pour trois populations de P.maximus des côtes françaises (d'après ANTOINE, 1979, tabl.2.1, p.36)

- le gradient bathymétrique est marqué par une diminution de k sans augmentation de h_∞.

- le gradient trophique est caractérisé par des valeurs de k et de h_∞ simultanément élevées et atteindrait son maximum d'expression dans les régions estuariennes où le brassage des eaux marines et douces est propice à la prolifération du phytoplancton (exemples: baie de Seine et baie de Somme).

Le tableau 4 et la figure 5 qui utilisent les données d'ANTOINE (1979) rendent compte des effets simultanés des gradients géographique et trophique sur la croissance absolue de P.maximus en Rade de Brest et en Manche.

On conçoit l'intérêt paléoécologique de telles comparaisons faites entre gisements fossiles. Toutefois, la présente étude qui concerne Pecten (G.) ligerianus et qui n'est qu'une première approche de la croissance absolue des Gigantopecten, n'a pas permis de tirer des conclusions aussi riches que celles faites par ANTOINE (1979) à propos de Pecten maximus. Cela

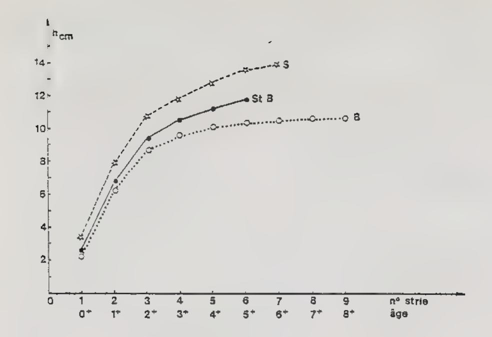


Fig.5 - La croissance absolue de P.maximus.Courbes de croissance moyenne pour trois gisements des côtes françaises. B: Brest; St B: St Brieuc; S: baie de Seine (côte).D'après les données d'ANTOINE,1979,tabl.2.3,p.37 et 2.4,p.38.

semble tenir principalement à deux causes:

1- la faible superficie du bassin de Noyant-Savigné dont l'étendue totale peut être considérée comme équivalente à celle d'un gisement à grands Peignes actuels,Pecten maximus ou Placopecten magellanicus,par exemple.Les facteurs écologiques devaient avoir,en moyenne,les mêmes effets en tous les points de ce bassin et leur action a dû se prolonger de manière relativement stable durant tout le laps de temps correspondant à l'accumulation de ces coquilles fossiles.

2- le fait que les gisements de Noyant et de Savigné paraissent avoir occupé une position axiale dans le synclinal d'Esvres,position correspondant au maximum de profondeur du bassin.Cette profondeur (50 à 80 m suivant les auteurs,d'après CHARRIER,1979) devait être approximativement la même dans les deux régions.De plus,dans ces biotopes de l'étage circalittoral (cf BONGRAIN,1986),elle devait exercer un effet tampon sur les brusques variations des facteurs climatiques,effet qui pouvait encore atténuer les minimes différences écologiques susceptibles d'exister entre les deux régions.

Ainsi pourrait s'expliquer l'absence de différence significative entre les valeurs moyennes des taux de croissance des individus de Noyant et Savigné. Ces résultats permettraient alors de considérer les deux échantillons étudiés comme deux tirages aléatoires indépendants réalisés dans la population unique de P.(G.) ligerianus ayant occupé le bassin de Noyant-Savigné au Langhien.

CONCLUSIONS

Dans les limites de son utilisation,c'est à dire de la première à la cinquième stries majeures annuelles,le modèle de von Bertalanffy peut être considéré comme un bon descripteur de la croissance absolue de Pecten (G.) ligerianus.Le tableau 3 montre d'ailleurs la bonne adéquation des valeurs des hauteurs à la strie observées et calculées.

L'utilisation de ce modèle pour l'étude de la croissance des individus récoltés dans un seul bassin sédimentaire de faible étendue est apparue d'un intérêt limité. Toutefois, cette approche de la croissance absolue des Gigantopecten semble prometteuse aussi bien pour une meilleure compréhension de ce phylum qu'au plan paléoécologique. Reste maintenant à rechercher des gisements variés, éloignés dans le temps et l'espace, à faune autochtone abondante et bien conservée, et qui permettraient de poursuivre cette étude. Ceux du Miocène et du Pliocène italiens seraient susceptibles de fournir du matériel adéquat.

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement monsieur le Professeur A.LUCAS, du laboratoire de Zoologie de l'Université de Bretagne occidentale, à Brest, pour les conseils qu'il m'a prodigués lors de la rédaction de cet article.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANTOINE, L., 1979. La croissance de la coquille St-Jacques, Pecten maximus (L.), et ses variations en mer celtique et en Manche. Thèse de 3ème cycle, Université Bretagne occidentale et Centre océanologique Bretagne, Brest : 148 p., 35 fig., 5 pl.

BERTALANFFY, L. von, 1973. Théorie générale des systèmes (traduction CHABROL, J.B.). Dunod, Paris : 298 p.

BONGRAIN, M., 1984. Croissance et mortalité chez Pecten (Gigantopecten) ligerianus (D.et D.) (Pectinidae, Bivalvia): interprétation paléobiologique. Géobios, 17 (6) : 709-722.

BONGRAIN, M., 1986. Les Gigantopecten (Pectinidae, Bivalvia) du Miocène français: croissance et morphogenèse, paléoécologie, origine et évolution du groupe. Thèse doctorat d'Etat, n°86-23, Université Claude-Bernard, Lyon I : 325 p., 48 tabl., 86 fig., 17 pl. h.t.

BROOM, M.J., 1976. Synopsis of biological data on Scallops. In FAO Fish. Synopsis, Rome, 114 : 44 p.

CHARRIER, P. 1979. Un modèle d'évolution paléoécologique et de dynamique sédimentaire dans les faluns miocènes de Touraine: le bassin de Savigné-sur-Lathan (I.et L.). Thèse 3ème cycle, n°2657, Université Paris-Sud, Orsay : 203 p., 20 tabl., 35 fig., 12 pl., annexes I-XIV.

CHARRIER, P., FATTON, E., GINSBURG, L., et ROUX, M., 1980. Les faluns miocènes de Touraine. 26ème Congr. int. Géol., Paris, excursion B 19. Bull. Inf. Géol. Bassin Paris, n°h.S., 10 p.

HAYNES, E.B. et HITZ, C.R., 1971. Age and growth of the giant sea scallop Patinopecten caurinus from the strait of Georgia and outer Washington coast. J. Fish. Res. Bd Canada, 28 (9) : 1335-1341.

MASON, J. 1957. The age and growth of the scallop Pecten maximus in Manx waters. J. mar. biol. Ass. U.K., 36 : 473-492.

MERRILL, A.S., POSGAY, T.A. et NICHY, F.E., 1961. Annual marks on shell and ligament of the sea scallop (Placopecten magellanicus). US Fish and Wildlife Serv., Fish. Bull., Woods Hole, 63 (2) : 299-311.

POIRIER, L. 1977. Placopecten magellanicus. Etat du stock du pétoncle géant, Placopecten magellanicus Gmelin, aux îles de la Madeleine (Golfe du St-Laurent). Cah. Inf., Dir. génér. Pêches mar. Québec, 80 : 38 p.

WALFORD, L.A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. Biol. Bull., 90 (2) : 141-147.

HALIOTIS, 16 (1987) : 489 - 496

EVOLUTION DE LA CHARGE ENERGETIQUE ADENYLIQUE DE MYTILUS EDULIS EN FONCTION DE DIVERS FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT

par

Catherine SYLVESTRE

Laboratoire de Biologie Marine du Collège de France

29110 CONCARNEAU

ABSTRACT : EVOLUTION OF THE ADENYLATE ENERGY CHARGE OF MYTILUS EDULIS IN RELATION TO ENVIRONMENTAL FACTORS.

The adenylate energy charge (AEC = ATP + 1/2 ADP/ATP + ADP + AMP) can provide diagnostic information of an organism's metabolic state. Our studies aim to estimate the responses of AEC ratio in the bivalve *Mytilus edulis* subjected to near fatal conditions (oxygenation, temperature, salinity).

1 - We note a general breakdown of the AEC level whatever the applied stress. ATP decreases by about 70 % of the normal ATP content. Animals can however survive by a slowing down of their metabolic activities.

2 - The adenylate pool is remarkably stable during these environmental stresses.

3 - Two cases of variation in salinity were investigated with respect to AEC. In 18 ‰, the initial decrease is followed by a period of adjustment and is correlated with increased activity of adenylate kinase. The variation of AMP desaminase is far less significant. The initial values of AEC recover by the end of the 30 day period. While in 0 ‰, the AEC constantly decreases. When the first animals start to die the remainder were returned to sea water : these survivors are able to recover their normal high values of AEC.

4 - This suggests that the strong potential to regulate the AEC in *Mytilus edulis* renders it undesirable to use a test organism in the field and careful interpretation of the AEC value is needed.

Key words : Adenylate energy charge, salinity, *Mytilus edulis*, stress.

RESUME :

La charge énergétique (AEC) permet l'évaluation de l'état physiologique de tout organisme et correspond au rapport des concentrations en nucléotides selon la relation ATP + 1/2 ADP/ATP + ADP + AMP.

Ce travail vise à établir les réponses à la charge énergétique adénylique chez la moule *Mytilus edulis* soumise à des conditions vitales critiques : Anoxie, variation de température, variation de la salinité.

1 - On constate une baisse du niveau de l'AEC quel que soit le stress appliqué. Les pertes d'ATP sont de l'ordre de 70 %. Les organismes assureraient ensuite leur survie par un ralentissement du métabolisme.

2 - Le pool des adénylates phosphates présente une remarquable stabilité au cours des différentes études.

3 - En ce qui concerne la variation de salinité, deux évolutions de l'AEC sont observées. D'une part, la majorité des moules placées à la salinité 18 ‰ serait capable de s'adapter et présente au terme du phénomène d'adaptation, une charge significativement identique aux contrôles. Ceci se réalise au niveau de la balance des adénylates phosphates ; l'AMP désaminase n'intervient pas. D'autre part, les moules soumises à 0 ‰ présentent une homogénéité de réponse et évoluent vers la létalité. Néanmoins, replacées dans le milieu initial, à l'apparition du phénomène de mortalité, les moules sont capables de recouvrer un niveau métabolique normal.

4 - Ces études démontrent l'existence d'un fort potentiel de régulation de l'AEC chez *Mytilus edulis*. L'utilisation de cet indice, chez cet organisme, se révèle donc trop délicate pour la réalisation d'études *in situ*.

Mots clés : Charge énergétique adénylique, salinité, *Mytilus edulis*, stress.

INTRODUCTION :

Les espèces littorales sont soumises plus ou moins directement aux variations climatiques (température, lumière) et physico-chimiques (salinité, oxygénation, sels nutritifs...) du milieu. Des fluctuations de la qualité du milieu environnant au delà des limites naturelles peuvent cependant entraîner des réactions de stress dont les effets peuvent, selon l'amplitude et la durée de modification du milieu, être perçus au niveau des paramètres métaboliques.

En matière d'évaluation des réactions des organismes face aux perturbations de l'environnement, de nombreux tests ont été décrits. Une première approche consiste à déterminer la sensibilité relative des espèces à l'aide d'études comportementales. Une deuxième approche consiste à déceler des altérations dans le fonctionnement des mécanismes biochimiques et, en particulier, de certaines enzymes (Blackstock, 1980). Cependant, compte tenu de la multiplicité des cibles et de la diversité des niveaux d'organisation des systèmes biologiques, différentes enzymes réagissent selon la nature du polluant ou encore selon l'espèce étudiée.

L'attention s'est donc dirigée vers l'utilisation d'indices, d'une part, susceptibles de refléter plus globalement le "well-being" des individus et, d'autre part, non spécifiques d'un groupe zoologique particulier.

La charge énergétique adénylique

La notion de charge énergétique adénylique (Atkinson, 1968) repose sur l'évaluation des bilans énergétiques cellulaires. Sa valeur est définie comme le rapport des concentrations molaires des nucléotides adényliques selon la relation :

$$AEC = ATP + 1/2\ ADP\ /\ ATP + ADP + AMP$$

L'hydrolyse des liaisons oxygène - phosphore de l'ADP et principalement de l'ATP assure aux organismes un pool d'énergie directement utilisable. Les nucléotides adényliques occupent donc une position maîtresse au sein du métabolisme. Dans ces conditions, la valeur de la charge énergétique traduit un état d'équilibre entre les 3 nucléotides adényliques. Par définition, la charge énergétique varie de 0 ("pool" adénylique sous forme AMP) à 1 (sous forme ATP). Ceci correspond à des limites théoriques car l'intervention de l'adénylate kinase exclut *in vivo* de trop basses valeurs de AEC (Bomsel et Pradet, 1968). D'une manière générale, la valeur de la charge énergétique doit se situer aux alentours de 0,8, voire 0,9 aux conditions optimales ; de faibles valeurs en revanche sont le reflet de problèmes qui peuvent affecter la croissance ou la survie des organismes.

Objectif du travail

Au laboratoire, les investigations ont porté sur l'étude de l'effet des variations du milieu sur la charge énergétique et le pool adénylique du bivalve *Mytilus edulis*. Les paramètres étudiés ont été choisis selon leur intérêt aquacole : Anoxie, variation de la

température, variation de la salinité.

Les expériences sont menées dans le but de donner des bases d'interprétation aux effets pouvant être observés in situ.

MATERIEL ET METHODES

- Matériel biologique

Les moules ont été prélevées en Baie de Concarneau ; avant toute expérimentation une acclimatation aux conditions générales du laboratoire a été réalisée pendant 15 jours.

- Préparation des extraits nucléotidiques

Après congélation des individus dans l'azote liquide, l'extraction des nucléotides est réalisée pour chaque animal en milieu perchlorique 6 % (P/V) puis neutralisée par $K_2 CO_3$ (Ivanovici, 1979). L'efficacité de l'extraction est de l'ordre de 95 %.

La solubilisation des nucléotides est appliquée sur l'animal entier. Wijsman (1976) a en effet démontré que l'écart entre la charge énergétique globale et la moyenne des charges énergétiques mesurée à partir des différents tissus est très faible.

- Dosage

Le dosage des nucléotides est réalisé en HPLC (Leray, 1979). Les valeurs des nucléotides sont rapportées à la concentration en protéines (microbiuret). Les mesures des activités enzymatiques sont déterminées par mesure de l'apparition du NADPH (adénylate kinase) et de l'ammoniaque NH_4^+ (AMP desaminase) (Raffin comm. pers.).

VARIATION EXPERIMENTALE DE L'ENVIRONNEMENT : INCIDENCES SUR LES NUCLEOTIDES ADENYLIQUES.

A - Anoxie

Déroulement du test

8 moules appartenant toutes à la même classe d'âge sont placées à l'air libre. Au terme de 24 heures et 144 heures d'expérimentation, 2 lots ont été congelés rapidement dans l'azote liquide afin d'en mesurer les paramètres biochimiques : nucléotides, AEC, protéines.

Résultats et discussion

TABLEAU 1 : Concentration en adénosine phosphates, après exposition à l'air de *Mytilus edulis* (en nM/mg protéines) (moyenne ± écart type)

	0	24 heures	144 heures
	n = 7	n = 4	n = 3
AMP	1,70 ± 1,1	4,21 ± 1,90	3,48 + 1,13
ADP	10,4 ± 5	13,0 ± 3,25	9,40 ± 0,90
ATP	16,4 ± 7,4	3,16 ± 1,76	4,76 ± 1,58
Total	28,4 ± 12,4	20,40 ± 3,3	17,65 ± 3
AEC	0,75 ± 0,04	0,49 ± 0,08	0,53 ± 0,05

Le lot témoin (salinité = 34 ‰) présente une charge énergétique moyenne de 0,75 (tableau 1). Ces valeurs sont proches de celles obtenues chez M. edulis pour l'hépatopancréas (Wijsman, 1976) et pour l'ensemble des tissus (Beis et Newsholme, 1975) mais relativement inférieures à celles qui ont été obtenues chez le même organisme pour le manteau et le muscle adducteur (Wijsman, 1976). Ces témoins reflètent cependant un bon état physiologique global. En conditions anoxiques, on observe une chute de l'ATP au profit des pools ADP et AMP. Cece se traduit par une diminution de la valeur de la charge énergétique. On observe une charge énergétique moyenne de 0,49 et 0,53 au terme d'une expérimentation de durée respective de 24 et 144 heures. Il en découle que l'AEC semble se stabiliser autour de 0,5 au cours du stress ; ce qui suggère que l'ATP n'est pas régénéré assez rapidement pour maintenir des niveaux de charge comparables aux témoins mais est en quantité suffisante pour maintenir la viabilité des organismes. Les moules réduisent leur demande d'énergie pendant l'anaérobiose. Chez Mytilus edulis, les besoins énergétiques en respiration aérobie sont effectivement environ 18,5 fois plus grands qu'en respiration anaérobie (De Zwann et Wijsman, 1987). Il convient par ailleurs de signaler qu'aucune baisse significative (test t, $P < 0,05$) du pool des nucléotides totaux est observée.

B - Variation de la température

Déroulement du test

Le test d'une durée de 24 heures est réalisé en circuit fermé dans des bacs de 20 litres. Les individus acclimatés à 34 ‰, 13°C en circuit ouvert sont transférés à 34 ‰, 22°C en circuit fermé, ce qui est proche de la TL_{50}. Les individus contrôles sont également suivis en circuit fermé. Au cours de l'expérimentation il n'y a pas d'ajout de nourriture ; les deux bacs présentent donc initialement la même charge sestonique (celle contenue dans l'eau de mer).

Résultats et discussion

L'évolution de la charge énergétique se rapproche de celle obtenue pour le stress anoxique (Figure 1). La répartition des valeurs de charge énergétique au sein de l'échantillon a pu être représentée en exprimant les pourcentages des effectifs cumulés en fonction de leur charge énergétique préalablement classée. La moyenne obtenue sur un échantillonnage donné peut en effet masquer les phénomènes existant réellement. Ainsi les valeurs obtenues pour le bac témoin 34 ‰, 13°C conduit à tracer une courbe maximum et peut dispersée. Par ailleurs, on observe une remarquable stabilité de la charge énergétique des contrôles lors du passage en circuit fermé ; un éventuel stress par épuisement des nutriments en milieu clos ne se manifeste donc pas.

L'impact d'une variation de 9°C de la température de l'eau au terme de 24 heures d'expérimentation se traduit par une courbe significativement décalée (test t, $P < 0,05$) sur les basses charges énergétiques et par un léger étalement des valeurs. Cette représentation permet la visualisation rapide des effets de stress.

C - Variation de la salinité

Déroulement du test

Les moules sont réparties par lots dans des bacs de 20 litres en circuits fermés. Ces bacs constituent la gamme de salinité suivante : 34 ‰ (eau de mer), 25 ‰,

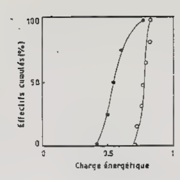


Fig. 1 : Effet de la température sur la charge énergétique adénylique de Mytilus edulis. Température : 13°C (-O-) , 22°C (-●-), salinité 34 ‰.

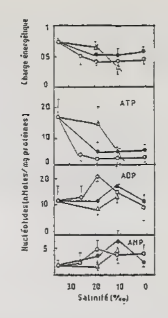


Fig. 2 : Evolution à court terme des concentrations en nucléotides adényliques et de la charge énergétique (AEC) chez Mytilus edulis soumis à différentes salinités. Valeurs après 6 heures (●), 24 heures (O) et 48 heures (△). (m ± s).

18 ‰, 11 ‰ et 0 ‰ (eau douce). Le milieu est renouvelé toutes les 48 heures. La température est de 13°C. Aucun apport de nourriture n'est effectué. Il en ressort qu'au gradient de salinité se supperpose donc un gradient de charge sestonique dû à la dilution de l'eau de mer et que les effets observés peuvent être la résultante des effets dus à la variation de salinité et de ceux causés par une éventuelle carence en nutriments.

Dans une première étape, l'évolution de la charge énergétique a été réalisée à court terme : des prélèvements (5 individus) ont été effectués au cours d'un suivi de 48 h. Les investigations suivantes ont porté sur des suivis de l'AEC à plus long terme par transfert des moules de 34 ‰ à 18 ‰ d'une part et à 0 % d'autre part. Préalablement un test de létalité a été conduit pendant 96 heures.

Résultats et discussion

1) Suivi à court terme.

Aucun phénomène de mortalité n'est enregistré à l'issue de 96 heures d'expérimentation. Le long du gradient de salinité, on a pu constater une réaction de défense des moules face aux modifications de la composition du milieu. Les moules sont fortement fermées dans l'eau douce et à 11 ‰ et semblent normalement filtrer l'eau pour les salinités supérieures ou égales à 18 ‰. Ces dernières doivent subir de façon plus intense le phénomène de déssalure. D'autre part, lors d'une fermeture des valves, l'acquisition d'oxygène par les moules est fortement diminuée (De Zwann, 1977). dans ces conditions, les effets observés doivent peut être être interprétés comme la conséquence d'un métabolisme partiellement aérobie. A court terme, on constate une baisse générale de la charge énergétique (Fig. 2), celle-ci est d'ailleurs enregistrée dans un délai assez court. Il y aurait essentiellement

Au terme d'un mois d'expérimentation, les AEC des moules ne sont pas significativement différentes de celles du lot témoin (Fig. 3). La chute initiale de l'AEC est suivie par une période d'adaptation et est accompagnée par une variation significative de l'activité de l'adénylate kinase. En revanche, l'activité de l'AMP désaminase ne présente pas de différence significative au cours du suivi. Ceci est confirmé par la stabilité du pool adénylique.

Cependant, le seul examen de la moyenne masque un phénomène : une partie des moules serait capable de réguler leur charge énergétique et conduirait à un maintien de leur charge au terme d'un mois, l'autre partie évoluerait vers la létalité conduisant à 20 % de mortalité au quinzième jour (pourcentage relatif au nombre d'individus présent à t = 15 jours). Ceci explique l'hétérogénéité des valeurs des charges énergétiques au départ des fortes valeurs aux plus faibles.

2.2. Suivi à 0 ‰

Les moules placées en eau douce présentent une plus grande homogénéité des valeurs de l'AEC (Fig. 4). Il y aurait une chute progressive de l'AEC jusqu'à leur mortalité. Au terme de 6 jours d'expérimentation, date d'apparition du phénomène de mortalité, les moules ont été retransposées dans leur milieu initial de S ‰ = 34 ‰. Celles-ci retrouvent assez rapidement un niveau de charge énergétique significativement similaire (test t, $P < 0{,}05$) au lot témoin (AEC = 0,81).

CONCLUSION :

La mesure de la charge énergétique d'organismes permet la réalisation d'un diagnostic de leur état physiologique ; elle doit être considérée comme un cliché reflètant l'état énergétique du moment.

Nous avons montré l'existence de modifications significatives de l'AEC chez le bivalve *Mytilus edulis* par variation des conditions physico-chimiques et climatiques du milieu. Les observations se traduisent par une baisse générale de l'activité métabolique des organismes mis en test, ceux-ci tenteraient ensuite d'assurer leur survie par un ralentissement des autres dépenses énergétiques et par conséquent du taux de croissance. Néanmoins, un retour au niveau métabolique initial peut être perçu soit directement à 18 %, soit par transfert au milieu initial. Ceci reflète la forte capacité de régulation de l'AEC chez *Mytilus edulis*, ce qui rend l'utilisation de cet indice assez délicate pour la réalisation d'études *in situ* pour ce bivalve. Néanmoins, la charge énergétique adénylique constitue un outil précieux, d'une part en matière d'évaluation et de suivi de l'état global d'une population en un site donné, en relation avec l'ensemble des stress environnementaux (Sylvestre et Le Gal, 1986) et d'autre part pour les études de surveillance d'élevages aquacoles. Au laboratoire, cette approche doit permettre de pallier les difficultés de simulation des conditions naturelles par la détection d'un éventuel problème avant toute étude biologique ou biochimique.

un transfert du compartiment ATP vers celui de l'ADP.

A l'issue de 48 heures d'expérimentation, deux catégories de comportements sont perçus le long du gradient de salinité.

En ce qui concerne la salinité 11 ‰, les moules voient leur AEC diminuer et se stabiliser à des niveaux proches de 0,5. Un phénomène analogue a été constaté au cours de variations hypotoniques du milieu sur le mollusque Pyzarus ebeninus : une viabilité pendant une durée de 5 semaines est en effet constatée par un ralentissement de l'ensemble des activités métaboliques (Ivanovici, 1980).

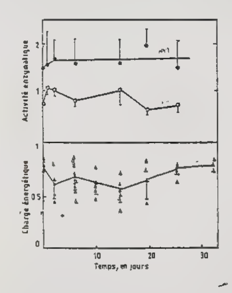
En revanche, en ce qui concerne la salinité 18 ‰, les moules recouvrent une valeur de charge énergétique qui n'est pas significativement différente de celle des contrôles (test t, $P < 0,05$).

Le suivi à plus long terme de ces deux types d'évolution de l'AEC a donc été réalisé.

2) Suivi à long terme

2.1. Suivi à 18 ‰

Parallèlement à l'évaluation des nucléotides adényliques, l'étude des activités enzymatiques de l'adénylate kinase et de l'AMP désaminase ont été mesurées de façon à spécifier les phénomènes liés à la balance de ces nucléotides. L'adénylate kinase équilibre le pool des adénylates phosphates selon la réaction ATP + AMP $\rightleftharpoons$ 2 ADP. L'AMP désaminase hydrolyse l'AMP, conduisant ainsi à la formation d'IMP (inosine monophosphate) et de NH_3 selon AMP + H_2O $\longrightarrow$ IMP + NH_3. Le maintien de l'AEC peut être en effet justifié par une diminution du pool adénylique (Chapman et Atkinson, 1973).



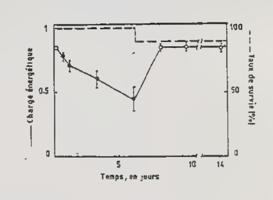


Fig. 4 : Réponse de la charge énergétique à une réduction de la salinité suivie d'un transfert aux conditions initiales. salinité 0 ‰ : (-●-) ; 34 ‰ (-O-).

Fig. 3 : Evolution à long terme de la charge énergétique adénylique des activités adénylate kinase et AMP désaminase chez M. edulis exposé à une salinité de 18 ‰. Adénylate kinase en Δ DO/10 min/mg protéines : (O) (effectifs n = 5) ; AMP désaminase en µ Moles de NH_4^+/heure/mg protéines (-●-) (effectif n = 5) ; charge énergétique : valeurs individuelles (-Δ-), valeurs moyennes (-▲-). (valeurs rapportées m ± s).

BIBLIOGRAPHIE :

ATKINSON, D.E., 1968. The energy charge of the adenylate pool at a regulatory parameter : Interaction with feedback modifiers. Biochemistry, 7 : 4030-4034.

BEIS, I. et NEWSHOLME, E.A., 1975. The contents of adenine nucleotides, phosphagens and some glycolytic intermediates in resting muscles from vertebrates and invertebrates. Biochem. J. 152 : 23-32.

BLACKSTOCK, J., 1980. The loch eil project. J. expltl. Mar. Biol. Ecol. 46 : 197-217.

BOMSEL, J.L. et PRADET, A. 1968. Study of adenosine 5' mono, di-, and triphosphates in plant tissues. IV. Regulation of the level of nucleotides, in vivo, by adenylate kinase: theoretical and experimental study. Biochim. Biophys. Acta. 162 : 230-242.

CHAPMAN, A.G. et ATKINSON, D.E., 1973. Stabilisation of adenylate energy charge by the adenylate deaminase reaction. J. Biol. Chem. 248 : 8309-8312.

IVANOVICI, A.M., 1979. AEC : potential value at a tool for rapid determination of toxicity effects. in Fish Mar. Serv. Tech. Rep. : 241-255.

IVANOVICI, A.M., 1980. The AEC in the estuarine mollusc, Pyrazus ebeninus. Laboratory studies of responses to salinity and temperature. Comp. Biochem. Physiol., 66 A : 43-55.

LE RAY, C., 1979. Pattern of purine nucleotides in fish erythrocytes. Comp. Biochem. Physiol., 64B : 77-82.

RAFFIN, J.P., Commun. person.

SYLVESTRE, C. et LE GAL, Y., 1987 In situ measurements of adenylate energy charge and assessment of pollution. Mar. Poll. Bull., 18, 36-39.

WIJSMAN, T.C., 1976. Adenosine phosphates and energy charge in different tissues of Mytilus edulis L. under aerobic and anaerobic conditions. J. Comp. Physiol., 107 : 129-140.

ZWAAM, DE, A., et WIJSMAN, T.C.M., 1976. Anaerobic metabolism in bivalvia (Mollusca). Characterictics of anaerobic metabolism. Comp. Biochem. Physiol. 54 B : 313-324.

ZWAAN, DE, A., 1977. Anaerobic energy metabolism in bivalve molluscs. Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev., 15 : 102-187.

HALIOTIS, 16 (1987) : 497 - 511

APPROCHE DE L'ETAT PHYSIOLOGIQUE DE L'HUITRE CREUSE CRASSOSTREA GIGAS AU COURS D'UN CYCLE SAISONNIER A MARENNES-OLERON

par

Jeanne MOAL*, Jean-François SAMAIN* et Alain BODOY**, Jean-René LE COZ*

* IFREMER, Centre de Brest, BP 337, 29273 Brest Cedex, FRANCE

** IFREMER, BP 133, Ronce-Les-Bains, 17390 La Tremblade, FRANCE

ABSTRACT : APPROACH OF THE SEASONAL VARIATIONS OF THE PHYSIOLOGICAL STATE OF THE JAPANESE OYSTER CRASSOSTREA GIGAS AT MARENNES OLERON

The energy charge was measured for two Crassostrea gigas populations, during an annual survey at Marennes-Oleron, to appreciate the condition of health of these oysters. It is assumed that the actual decrease in production of this area is related to a biomass overload which affects the oysters by lowering their scope for growth. Energy charge, an index developped by ATKINSON (1968), defines the energy equilibrium of organisms. It is the adenylic nucleotide ratio : E.C = (ATP + 1/2ADP)/ATP + ADP + AMP). We have measured this parameter to determine the state of health of these oysters. A methodological study has been conducted previously to define the conditions of sampling, conservation and extraction for a HPLC assay. The HPLC method (high performance liquid chromatography) is an adaptation of the HOFFMAN and LIAO (1977) method, that is performed with a C18 column and an isocratic elution with a pairing agent (tetrabutylammonium). A seasonal effect of nucleotide concentrations is observed (ANOVA test). Size exhibits no effect on the values of nucleotide concentrations. The highest values of nucleotides are observed in summer during the reproductive period. At this time, the variability of values is the highest too. In winter, the adenylic energy charge (AEC) is high and the concentrations of nucleotides low, suggesting a good physiological status of the oysters. We assume that the nucleotide variations express modifications in the metabolism level during a seasonal cycle. These results would be related to the capacity of the species to adapt its physiolcgy depending on the seasonal constraints encountered in the field.

Key words : energy charge, nucleotides, physiological indice, Crassostrea gigas, seasonal variations, Marennes-Oléron.

RESUME :

Nous avons mesuré la charge énergétique de deux populations d'huîtres Crassostrea gigas, dans le cadre d'un suivi saisonnier à Marennes-Oléron, pour apprécier l'état de condition ou de santé de ces huîtres. On présume, en effet, que la baisse actuelle de production de ce bassin aurait pour origine une surcharge de biomasse qui se traduirait au niveau des huîtres par un affaiblissement général de la physiologie. La charge énergétique, développée par ATKINSON (1968), définit l'équilibre énergétique des organismes. Il s'agit du rapport des nucléotides adényliques, C.E = (ATP + 1/2 ADP) /ATP + ADP + AMP). Nous avons mesuré ce paramètre pour apprécier l'état de santé des huîtres. Une étude méthodologique préalable nous a permis de définir les conditions de prélèvements, de conservation et d'extraction pour une analyse ultérieure des nucléotides en HPLC (chromatographie liquide haute performance). La méthode chromatographique, qui dérive de celle de HOFFMAN and LIAO (1977), utilise une colonne en C18 et une élution isocratique en présence d'un contre-ion, le tétrabutylammonium.

Les taux de nucléotides des séries adényliques, guanyliques, uridyliques ainsi que la charge énergétique adénylique présentent un effet saisonnier marqué (test de variance). Les concentrations des nucléotides ne sont pas corrélées à la taille de l'animal. Les concentrations les plus élevées sont observées en été au moment de la reproduction. A cette époque la variabilité est aussi la plus forte. En hiver, les hautes valeurs de la charge associées à de faibles concentrations traduiraient des bonnes conditions physiologiques. On suggère que ces variations de taux de nucléotides expriment des changements d'activité métabolique. Ce résultat traduit la capacité des huîtres à adapter leur physiologie en fonction des variations annuelles du milieu.

Mots clés : charge énergétique, nucléotides, indice physiologique, *Crassostrea gigas*, cycle saisonnier, Marennes-Oléron

INTRODUCTION

Dans les bassins conchylicoles français, on constate généralement un allongement du cycle de production. D'une étude historique sur le bassin de Marennes Oléron (IFREMER, 1986), il ressort qu'à des périodes d'accroissement de biomasse cultivée, succèdent les problèmes pathologiques (épizootie). L'hypothèse d'une surcharge de biomasse qui placerait les animaux en état d'affaiblissement physiologique a été avancée. D'autres observations abondent dans ce sens. Ainsi des animaux transférés dans des conditions trophiques riches (claires) présentent des croissances améliorées (DESLOUS PAOLI et al., 1982). Des modifications lentes de l'équilibre animaux/milieu environnant peuvent conduire à des effets sublétaux tels que la diminution de reproduction, la susceptibilité accrue aux maladies, ou la diminution d'adaptation aux changements de l'environnement qui sont peu perceptibles. Développer des indices qui permettent de connaître l'état physiologique des organismes devient une nécessité pour appréhender ces phénomènes de dérives. La charge énergétique $\frac{ATP + 1/2\ ADP}{ATP+ADP+AMP}$ définit l'énergie disponible pour le métabolisme, à partir du pool des nucléotides adényliques (ATKINSON, 1968). La valeur de la charge est très régulée et c'est un point central du métabolisme puisqu'elle régule un grand nombre de réactions anaboliques ou cataboliques (BOMSEL et PRADET, 1968). Des altérations de ce paramètre devraient indiquer des modifications des conditions de vie.

Ainsi la valeur de cet indice diminue de façon significative en cas de stress provoqué par des polluants (IVANOVICI, 1980a ; ZAROOGIAN et al., 1982), lors de stress thermique ou de salinité (RAINER et al., 1979 ; IVANOVICI, 1980b ; SYLVESTRE et al., 1984), dans des conditions anoxiques (WIJSMAN, 1976 ; PRADET et BOMSEL, 1978 ; GADE et MEINARDUS, 1981 ; BARTHEL, 1984). Les variations de la charge et des concentrations des nucléotides adényliques ont été enregistrées au cours de suivis saisonniers chez la moule *Mytilus edulis* (SKJOLDAL et BARKATI, 1982), le homard (DICKSON et GIESY, 1982a), des clams d'eau douce (GIESY et DICKSON, 1981), le zooplancton (BAMSTED et SKJOLDAL, 1976) et le plus souvent associées aux cycles de reproduction, parfois à l'âge ou à la croissance.

Nous avons étudié au cours d'un cycle saisonnier la charge énergétique chez des huîtres *Crassostrea gigas* cultivées dans des conditions standards de production à Marennes Oléron. Une nouvelle méthode de séparation et de dosage des nucléotides par chromatographie liquide haute performance a été utilisée et a permis de mesurer, outre l'ATP, l'ADP et l'AMP, les nucléotides des séries guanine et uridine.

MATERIEL et METHODE

Du naissain de 18 mois de l'espèce Crassostrea gigas, collecté à La Tremblade (France), détroqué, a été placé dans des casiers plastique de 1mx0,5m fixés sur des tables métalliques à 50cm du sol et à un coefficient de marée de 75. Les casiers ont été remplis à une densité de 250 huîtres/ casier. Deux sites du bassin dont les caractéristiques hydrologiques et de biomasse cultivée sont connues ont été choisis pour le suivi annuel. L'expérience a débuté par la mise sur parcs des casiers en mai 1985 et s'est poursuivie jusqu'au mois de mai 1986, avec un rythme de prélèvement mensuel pendant les périodes printanières et estivales et trimestriel en automne et en hiver. Les prélèvements sont effectués alors que les casiers sont encore dans l'eau ou viennent juste d'exonder, pour s'affranchir des modifications métaboliques liées à l'anoxie (BARTHEL, 1984). Douze huîtres sont prélevées au hasard dans un casier ; elles sont rapidement ouvertes et toute la chair aussitôt congelée dans l'azote liquide. Les coquilles numérotées sont conservées pour des mesures ultérieures de taille : longueur, largeur et épaisseur au laboratoire. Les échantillons conservés dans l'azote liquide sont broyés en poudre fine dans un broyeur à bille Dangoumau (30 sec.), dont les pots métalliques sont préalablement refroidis dans l'azote liquide pour éviter toute décongélation de l'échantillon (Température finale : -100°C). Une aliquote de cette poudre (environ 200 mg) est ensuite extraite dans 2 ml d'acide trichloracétique (TCA) froid 0,5 M au potter de Thomas. Après 5 minutes de contact à 4°C, les extraits sont centrifugés à 4 500 t/mn pendant 10 minutes dans une centrifugeuse réfrigérée. Le culot de centrifugation est récupéré et dissout dans 2 ml NaOH N pour l'analyse des protéines totales de l'échantillon (LOWRY et al., 1951). Le surnageant est neutralisé (V/V) à l'amine fréon 0,5 M (KHYM, 1975). Les échantillons ainsi neutralisés sont analysés le jour même en chromatographie liquide de haute performance (CLHP) pour l'analyse des nucléotides. Les extraits neutralisés se conservent au moins six mois à -20°C sans perte d'ATP.

Conditions de séparation en CLHP

Les séparations sont effectuées sur une colonne WATERS NOVAPAK C18 de 5 µm, munie d'une précolonne LICHROSORB (MERCK), conditionnée avec le même type de phase, mais de granulométrie supérieure (7 µm). La phase mobile utilisée est un tampon NaH_2PO_4 (0,15 M), contenant comme agent d'appariemment du tétrabutyl ammonium (4,2 M) et 5,4% (V/V) de méthanol, de pH 6,0. L'éluant est filtré sur filtre de 0,45 µm avant usage. Les nucléotides étalons sont de qualité analytique (SIGMA). 10 µl d'échantillon sont injectés à l'aide d'une seringue de précision dans une vanne UK6 WATERS et l'éluant délivré par une pompe M 510 WATERS à un débit de 1 ml/min. A la sortie de la colonne, les nucléotides sont détectés à une densité optique de 254 nm par un spectrophotomètre WATERS (modèle 481).

Dans ces conditions, dans un mélange de standards, on sépare en moins de 25 mn la plupart des nucléotides mono, di et triphosphate des séries adénosine, guanosine, uridine et cytosine. Un recouvrement de pics s'effectue au niveau du CMP qui élue en même temps que le nucléoside uridine et du GMP qui élue avec le CDP, l'IMP et la guanosine. Dans les extraits d'huîtres cependant, l'UDP qui est faiblement representé élue juste après un pic important d'un composé inconnu, ce qui rend sa quantification difficile.

Le CMP (+U) et le CTP sont très rarement rencontrés dans les échantillons d'huîtres et il est très probable que le CDP le soit lui aussi. Le pic pollué (GMP + CDP + IMP) a donc été attribué au GMP (par excès) du fait de la bonne représentation des nucléotides di et triphosphates de cette série.

La quantification est assurée à partir de l'évaluation de surface des pics (intégrateur SHIMADZU CR3A) d'un mélange de nucléotides standards de concentration connue.

RESULTATS

Croissance

La forme très irrégulière de la coquille de l'huître japonaise et la pousse dans une dimension préférentielle selon le mode de culture ne permet pas l'utilisation d'une seule dimension pour une appréciation correcte de la croissance. Les meilleurs paramètres biométriques pour l'huître creuse font référence à un volume ou mieux à un poids (BODOY et al., 1986 ; BERTHOME et al., 1986). Notre protocole expérimental, qui nécessite une manipulation rapide des animaux, ne nous a pas permis de mesurer le poids. Pour cette raison, nous avons utilisé nos données de taille en les transformant en un volume, estimé par les formules $V = L x l x e$ ou $V = \left(\frac{L+l+e}{3}\right)^3$

La croissance estimée à partir des données biométriques est équivalente pour les deux sites.

La période de croissance de la coquille se situe essentiellement pendant la période mai - juin - juillet - août. Sur une année (juin à mai), la croissance en longueur a été de l'ordre de 20% avec une longueur moyenne de 78,4 mm en juin 1985 et 94 mm en mai 1986.

Nucléotides : moyennes annuelles

L'analyse des nucléotides en chromatographie liquide haute performance permet de confirmer la prédominance des nucléotides adényliques. Ceux-ci représentent en moyenne 79% du total des nucléotides mesurés. Parmi les nucléotides adényliques l'ATP représente 55%, l'ADP 32% et l'AMP 12%. En concentration, les quantités mesurées sont caractéristiques des mollusques : 19 µmole ATP/g protéine, 11,3 µmole ADP/g protéine, 4,3 µmole AMP/g protéine (Tableau 1). Parmi les autres nucléotides, on trouve essentiellement les séries mono, di et triphosphate de la guanosine et de l'uridine. Le GTP (2,7 µmole/g protéine) est le plus abondant et les proportions du mono, di et triphosphate de la série guanosine équivalent à la série adénylique avec respectivement 7 %, 39 % et 53 %. L'UDP souvent mal séparé, n'a pu être quantifié. Contrairement aux séries précédentes, l'UMP est aussi abondant que l'UTP (1,7 µmole/g protéine). Les nucléotides de la série cytosine sont rarement détectés et nous n'avons pas effectué de moyenne annuelle.

Le rapport ATP/AMP de 4,36 est faible et caractérise les organismes à faible dépense d'énergie (BEIS et NEWSHOLME, 1975). Le rapport GTP/ATP (purine triphosphate) est faible 0,143.

Tableau 1 - Concentrations moyennes annuelles intervalle de confiance (P<0,01) des nucléotides de Crassostrea gigas valeurs exprimées en µmole/g protéine

ATP	19.0 ± 0.9
ADP	11.3 ± 0.7
AMP	4.3 ± 0.4
GTP	2.7 ± 0.2
GDP	2.0 ± 0.3
GMP	0.38 ±0.07
UTP	1.7 ± 0.2
UMP	1.7 ± 0.2
Total Adenylate	34.6 ± 1.5
Total Nucleotide	43.7 ± 1.9
C.E	0.716 ± 0,015

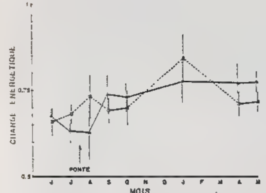
La charge énergétique adénylique est relativement stable sur l'année pour les deux lots. La moyenne annuelle est de 0,716 ± 0,015, soit un coefficient de variation de 2 % (P<0,01).

La charge énergétique guanylique, calculée de la même façon que la charge énergétique adénylique (GTP + 1/2 GDP/GTP + GDP + GMP) est fortement corrélée à celle-ci (P<0,01) r = 0,749 n = 191.

Variations saisonnières

Les valeurs de la charge énergétique et des concentrations de nucléotides présentent toutes un effet saisonnier (analyse de variance ANOVA) significatif (P<0,01).

Les plus fortes variations de la charge sont enregistrées en juillet-août au moment de la ponte et en hiver où on observe les valeurs les plus élevées (fig. 1).



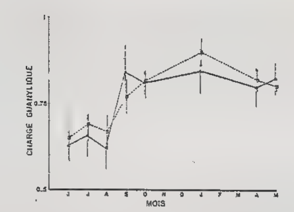


Figure 1 - Valeurs des charges énergétiques, adénylique et guanylique, de 2 populations d'huîtres à Marennes-Oléron au cours d'un cycle saisonnier. Chaque point représente la moyenne de 12 analyses et la barre verticale l'intervalle de confiance ▲Banc Dagnas, ○Banc des Doux

Ces périodes de variation sont aussi caractérisées par la plus forte dispersion des valeurs entre individus. Pour tous les nucléotides, les concentrations les plus fortes sont observées en été (fig. 2-3). A partir du mois d'octobre toutes les valeurs baissent. Les variations saisonnières sont plus marquées pour les nucléotides des séries guanosine et uridine que pour la série adénylique. La baisse est de l'ordre de 20 % pour la somme des adényliques alors qu'elle est de 25 % pour le total des nucléotides. Les nucléotides qui participent le plus à la baisse sont les nucléotides mono et diphosphate.

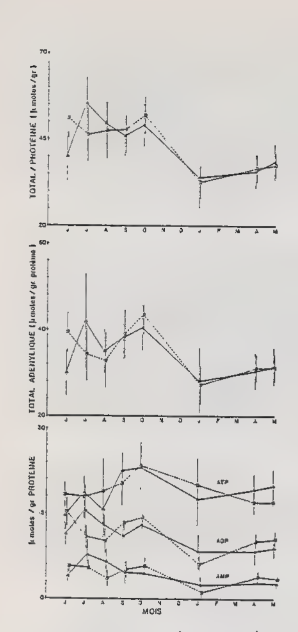


Figure 2 – Concentrations des nucléotides, exprimées en µmoles de nucléotide/g protéine au cours d'un cycle saisonnier. a : somme des nucléotides analysés en HPLC, b : somme des nucléotides adényliques ATP + ADP + AMP, c :variations des concentrations d'ATP, d'ADP, d'AMP.
Mêmes sigles que la figure 1.

Les concentrations de nucléotides triphosphate ne présentent pas la même évolution selon la série considérée : les concentrations d'ATP se maintiennent à des valeurs fortes, les concentrations de GTP diminuent de 25 % et les concentrations d'UTP présentent la plus grande différence maximum – minimum de l'ordre de 60 %.

Puisque les animaux mis en élevage (18 mois) sont en cours de croissance, on a testé l'influence de celle-ci sur les concentrations des nucléotides et sur la charge énergétique, et la charge guanylique. Il n'existe pas de relation entre croissance et les paramètres étudiés. Les coefficients de corrélation sont non significatifs excepté pour la charge guanylique, le GMP et le GDP $P<0,05$) – Tableau 2.

L'évolution des rapports tels que UTP/ATP, GTP/ATP ou UTP/GTP peut permettre d'appréhender l'influence relative de plusieurs voies de biosynthèses puisque ces nucléotides sont impliqués dans des métabolismes différents. Les rapports présentent tous un maximum estival en juillet – août, puis une décroissance rapide dès le mois de septembre. Les rapports UTP/ATP et GTP/ATP se maintiennent ensuite à une valeur basse pour ne remonter qu'en avril – mai. Par contre le rapport UTP/GTP augmente en janvier et avril pour rediminuer ensuite (fig.4)

Tableau 2 – Coefficients de corrélation entre les paramètres de taille (mm) et les concentrations de nucléotides (µmole/g protéine). Le nombre d'échantillons utilisé pour le calcul de la corrélation est n=191 – * :corrélation significative pour une probabilité de 95%.

	AEC	GEC	εAdenyl	Total	ATP	ADP	AMP	GTP	GDP	GMP	UTP	UMP
Longueur	0.106	0.294*	0.054	-0.006	0.115	-0.008	-0.037	0.048	-0.198	-0.240	-0.010	0.153
Longxlargxépais	0.279*	0.409*	-0.018	-0.129	0.200	-0.161	-0.22	-0.078	-0.400*	-0.377*	-0.170	0.078
$\left(\frac{L+l+e}{3}\right)^3$	0.232	0.427*	0.008	-0.093	0.183	-0.119	-0.163	-0.051	-0.352*	-0.360	-0.124	0.126

DISCUSSION

Croissance

La croissance en taille débute au printemps (avril - mai) pour se terminer en septembre. La longueur moyenne de la population mise en culture en juin 1985 était de 78,4 ± 6,7 mm ; elle a atteint 90,9 ± 10,9 mm à Dagnas et 96,5 ± 9,3 mm aux Doux. Ces données sont tout à fait comparables à celles obtenues précédemment dans le bassin pour du naissain de 18 mois : croissance de 72,5 à 90 mm en longueur, de juin 1980 à juin 1981 (BERTHOME et al., 1986) ou 87,6 à 101,4 mm de juin 1979 à février 1980 (DESLOUS-PAOLI, 1982). Ceci correspond à une croissance moyenne de 20% en longueur.

Nucléotides

Une comparaison précise de nos données avec celles obtenues par d'autres auteurs utilisant des méthodes d'extraction ou d'analyse différentes des nôtres s'avère délicate ; elle peut fournir néanmoins un ordre de grandeur.

Nous avons choisi les protéines comme référence pondérale pour le fait que notre protocole expérimental nous permet de récupérer de façon quantitative les protéines précipitées au cours de l'extraction au TCA et qui correspondent aux nucléotides extraits. Nous avons vérifié la validité de cet indice pondéral en le comparant à d'autres indices comme le poids sec ou le poids humide (SAMAIN et al., à paraître) et estimé la proportion moyenne des protéines à 58% du poids sec. Le poids sec quant à lui représente 16,7% du poids humide. En modifiant la référence pondérale, nous obtenons des valeurs moyennes d'ATP de 11 µmole/g poids sec ou 0,6% poids sec ou 1,85 µmole/g poids humide, valeurs tout à fait comparables à celles de ANSELL (1977) (1,26% à 0,26% du poids sec pour 23 familles de bivalves), de BEIS et NEWSHOLME (1975) (2,02 µmole/g poids humide), de GIESY et DICKSON (1981) 0,3% du poids sec, de WIJSMAN (1976) : 2 µmole/g poids humide. Ceci confirme la validité de notre procédure d'extraction au TCA et de séparation en chromatographie. Les valeurs de concentrations en nucléotides adényliques sont faibles comparées à d'autres familles d'Invertébrés : Crustacés ou Insectes. Le rapport ATP/AMP de 4,36 faible lui aussi caractérise (BEIS et NEWSHOLME (1975), DICKSON et GIESY, 1981) des organismes à faible dépense énergétique. On peut souligner cependant que les fortes concentrations d'ATP se rencontrent essentiellement dans les muscles et que ceux-ci représentent une faible proportion de la chair totale de l'huître. La variabilité des concentrations est plus importante pour l'AMP (10,5%) que pour l'ATP (4,8%). Cette variabilité, calculée pour l'ensemble des données, rend compte de la variabilité saisonnière et de la variabilité spécifique. Toutes deux sont plus marquées pour l'AMP. L'erreur standard sur la moyenne de l'AMP avait déjà été signalée par GIESY et DICKSON (1981), qui l'avait attribué à une erreur méthodologique (addition des erreurs des 3 étapes nécessaires au dosage de l'AMP par la méthode luminométrique).

Les nucléotides adényliques représentent la majeure partie des nucléotides : 79%. Cependant d'autres nucléotides ont pu être identifiés par la méthode CLHP. Parmi ceux-ci les plus importants sont le GTP et l'UTP, bien que leurs concentrations respectives par rapport à l'ATP ne soient que de 14% et 8,7%.

Il existe peu de données sur les concentrations de ces nucléotides. Le rapport GTP/ATP varie de 0,08 à 2,34 pour les érythrocytes de poissons (LERAY, 1979) ; pour des échantillons d'eau de mer, les valeurs de ce rapport sont comprises entre 0,11 et 0,56 et augmentent en relation avec l'importance de la biomasse bactérienne qui est ca ractérisée par des plus fortes valeurs GTP/ATP que les algues (KARL, 1978).

La méthode de séparation par CLHP permet aussi de détecter le GMP, le GDP et l'UMP. L'UDP est mal séparé et sort sur la traînée d'un autre pic assez important non identifié : sa quantification a dès lors été très rarement possible.

Pour la série guanylique, les proportions respectives de mono, di et triphosphates sont de 7,4%, 39% et 53% très proches de la série adénylique. Les régulations de ces deux séries de nucléotides semblent très liées. Ainsi, par exemple, la charge guanylique est très corrélée à la charge énergétique adénylique. Les voies de biosynthèse et de dégradation de ces deux nucléotides puriques utilise en effet les mêmes réactions : l'IMP représentant l'intermédiaire commun. Par ailleurs, de nombreuses kinases permettent des échanges de phosphates entre les différents nucléotides.

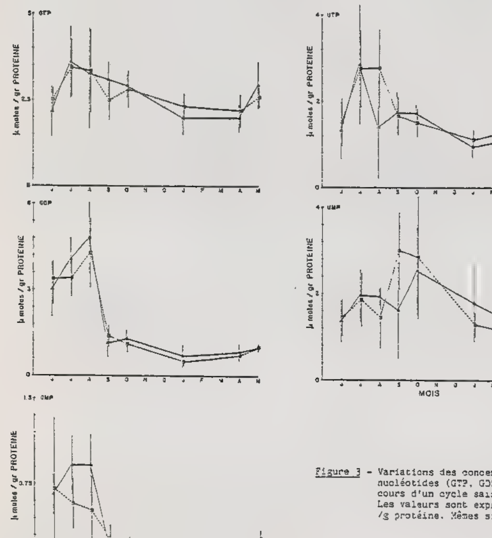


Figure 3 - Variations des concentrations de différents nucléotides (GTP, GDP, GMP, UTP, UMP) au cours d'un cycle saisonnier à Marennes-Oléron. Les valeurs sont exprimées en µmole nucléotide /g protéine. Mêmes sigles que la figure [illegible].

VARIATIONS SAISONNIERES

Tous les nucléotides présentent des variations saisonnières de concentrations. Les concentrations les plus fortes sont observées en été. Le fait que les augmentations ou diminutions de concentrations des nucléotides individuels soient accompagnées des fluctuations similaires des adényliques totaux, indique qu'il n'y a pas simplement interconversion des adénylates mais synthèse et dégradation. Des concentrations élevées d'ATP ont été reliées, soit à une activité locomotrice accrue chez le homard (DICKSON et GIESY, 1982b), soit à la période de reproduction chez le zooplancton (SKJOLDAL et BAMSTED, 1976 ; BAMSTED et SKJOLDAL, 1976), période pendant laquelle le métabolisme est activé. Les variations saisonnières des concentrations de nucléotides pour un animal entier peuvent aussi bien refléter les changements de proportions des différents tissus que les modifications de concentration pour un tissu donné. Ainsi pour Mytilus edulis, SKJOLDAL et BARKATI (1982) attribuent les variations saisonnières des nucléotides de l'animal entier à des changements de proportions des tissus au cours du cycle annuel. En effet, chaque tissu est caractérisé par une concentration de nucléotides et une valeur de la charge énergétique. Chez les mollusques les valeurs les plus élevées sont observées dans le muscle, les valeurs les plus faibles dans les gonades et l'hépatopancréas (WISJMAN, 1976 ; ANSELL, 1977). L'augmentation des concentrations, observée en été (fig. 2-3) correspond probablement à une activité métabolique accrue reliée à la période de reproduction. Nos données correspondent en effet à l'animal entier et l'augmentation de volume des gonades en été (juin - juillet) devrait donc diminuer la moyenne des concentrations en nucléotides. La variabilité la plus forte de tous les paramètres est observée en août. Elle traduit une forte hétérogénéité de la population à cette période, probablement reliée à la reproduction. En 1986, l'émission principale des larves s'est produite pendant la deuxième quinzaine d'août. Cependant, on constate généralement dans le bassin de Marennes-Oléron une émission partielle pendant un mois précédant ou suivant cette ponte prédominante.

De la même façon que les fortes valeurs estivales de concentrations de nucléotides ont été rapprochées d'une intense activité métabolique reliée à la reproduction, les faibles valeurs observées en hiver correspondraient à une baisse du niveau métabolique. Cependant de nombreux taux métaboliques sont inversement proportionnels à l'âge chez les mollusques (CAPUZZO et SASNER, 1977 ; BAYNE et NEWELL, 1983) et la diminution hivernale des nucléotides pourrait être aussi associée à la baisse d'activité métabolique spécifique dépendant de l'âge, puisque nos animaux sont en croissance (18 mois à 30 mois). Cependant nous n'avons pas trouvé de relation entre la charge énergétique adénylique, les concentrations de la plupart des nucléotides, avec les paramètres décrivant la croissance. Seule la charge énergétique guanylique, les GDP et GMP sont corrélés aux paramètres biométriques estimant le volume de l'huître (Tableau 2). Une relation entre les concentrations en ATP et la taille a été mise en évidence pour un copépode par BAMSTED et SKJOLDAL (1976), mais n'a pu être démontrée pour le homard par DICKSON et GIESY (1982a).

La diminution des taux de nucléotides, observée en hiver chez Crassostrea gigas à La Tremblade, correspondrait donc à une modification des taux métaboliques reliée à la saison. L'influence de la température sur les taux métaboliques des invertébrés marins

(BAYNE et al., 1973 - LIVINGSTONE, 1981) est connue, mais l'appauvrissement du milieu en éléments nutritifs (phytoplancton) pourrait aussi expliquer la diminution des taux de nucléotides puisque le jeûne provoque une diminution d'ATP chez le rat (OSTOLOWSKI, 1978) et chez le copépode Calanus finmarchicus (BALCH, 1972). Les valeurs de la charge énergétique adénylique présentent aussi un caractère saisonnier. Les plus fortes valeurs de charge ont été observées en janvier alors que les concentrations en nucléotides sont les plus faibles. Ces résultats sont contradictoires à ceux obtenus chez Mytilus edulis (SKJOLDAL et BARKATI, 1982) pour lequel les plus fortes charges sont associées aux plus fortes concentrations d'ATP. Mais GIESY et DICKSON (1981) n'ont pas trouvé de relation entre la charge et la concentration d'ATP pour deux clams d'eau douce. L'association d'un métabolisme faible (métabolisme basal) à des valeurs de charge énergétique élevée, semble indiquer que le passage d'un métabolisme actif (estival) à un métabolisme ralenti (hivernal) s'effectue sans stress. Il est même probable que c'est ce changement d'activité métabolique qui permet à l'organisme de se maintenir en équilibre, de pouvoir assurer ses activités physiologiques essentielles face à un environnement plus défavorable.

Tous les nucléotides possèdent la même énergie libre d'hydrolyse (-7,3 kcal/mole pour les triphosphates), mais seul l'ATP a un rôle de transport et d'échange des groupements phosphates dans la cellule. Les autres nucléotides ont pour rôle d'intervenir dans certaines voies de biosynthèse ;ils obtiennent leurs phosphates terminaux de l'ATP par des réactions catalysées par des enzymes Mg-dépendante, appelées nucléotide diphosphokinases. L'UTP est indispensable dans la voie de biosynthèse du glycogène, le GTP intervient dans la synthèse protéique et le CTP dans la biosynthèse des lipides. Notre séparation HPLC ne nous a pas permis de mesurer le CTP qui est très peu retenu et sort très rapidement après le volume mort de la colonne avec d'autres composés non identifiés. L'UTP et le GTP sont séparés et ont pu être mesurés. Comme pour les cellules humaines ou de vertébrés, ils sont très peu représentés par rapport à l'ATP. L'évolution de leur taux est identique à celui des adénylates, c'est-à-dire fortes concentrations estivales, faibles concentrations hivernales.

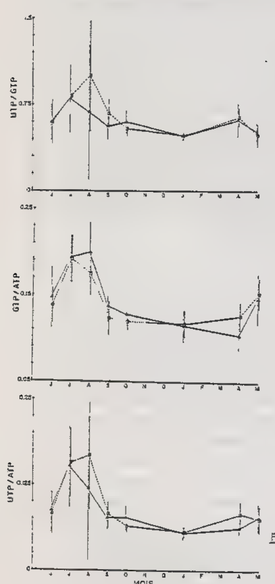


Figure 4 - Variations au cours d'un cycle saisonnier des rapports UTP/GTP (haut), GTP/ATP (milieu), UTP/ATP (bas) pour des huîtres élevées à Marennes-Oleron. Mêmes sigles que la figure 1.

Cependant, les proportions relatives de l'UTP et du GTP par rapport à l'ATP présentent aussi des variations saisonnières que l'on peut discuter en termes de prépondérance de certaines voies de biosynthèse. Les rapports UTP/ATP, GTP/ATP présentent tous deux un maximum marqué en juillet - août. Le reste de l'année les valeurs de ces rapports sont plus faibles et stables (fig. 4). KARL (1978) a trouvé chez les bactéries une corrélation entre le taux de croissance et le rapport GTP/ATP, correspondant à l'augmentation des synthèses protéiques. L'évolution saisonnière des composés biochimiques chez l'huître japonaise cultivée à Marennes est caractérisée par l'accumulation du glycogène dès le printemps et par sa transformation en lipides pour la formation des gamètes en juin - juillet (GABBOT, 1976). Les pertes tissulaires (lipides - protéines) qui accompagnent la ponte peuvent représenter de 30 à 60% du poids de chair selon la classe d'âge considérée (HERAL et DESLOUS-PAOLI, 1983) ; la reconstitution ultérieure des réserves dépendrait de la quantité et de la qualité de nourriture disponible dans le milieu (ANSELL et TREVAILLON, 1967 ; DESLOUS-PAOLI et al., 1982 ; DESLOUS-PAOLI, 1982). En 1986, la ponte s'intercale entre les prélèvements de juillet et d'août. Les valeurs élevées des rapports GTP/ATP et UTP/ATP suggèrent pourtant des synthèses protéiques et glucidiques actives non seulement en juillet pendant la période de maturation sexuelle, mais aussi en août après la ponte.

Les valeurs élevées du rapport UTP/GTP au cours de cette période estivale suggèreraient aussi une prédominance du métabolisme glucidique. En juillet, de fortes synthèses glucidiques ne conduisent pas forcément à une accumulation de glycogène, si celui-ci est rapidement converti en lipides. RILEY (1976) considère que la gametogénèse s'effectue aux dépens des réserves de glycogène de l'animal et non de l'environnement. En août, après la ponte, l'apport trophique du bassin de Marennes-Oléron est en général trop faible pour permettre la reconstitution des réserves (DESLOUS-PAOLI, 1982). Dans l'attente des résultats de composition biochimique (en cours) nous ne pouvons pas conclure sur la validité de l'hypothèse formulée sur la signification de ces rapports.

Une approche expérimentale, étudiant en parallèle l'évolution des nucléotides et les voies de biosynthèse par incorporation de traceurs radioactifs ou par les variations de certaines enzymes permettrait de comprendre les relations entre les taux de certains nucléotides et l'activation de certaines voies métaboliques.

BIBLIOGRAPHIE

ANSELL, A.D., 1977. The adenosine triphosphate content of some marine bivalve molluscs. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 28 : 269-283.

ANSELL, A.D. et A. TREVAILLON, 1967. Studies on Tellina tenuis da Costa. I-Seasonal growth and biochemical cycle. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1 : 220-235.

ATKINSON, D.E., 1968. The energy charge of the adenylate pool as a regulatory parameter. Interaction with feedback modifiers. Biochem., 7 (11) : 4030-4034.

BALCH, N., 1972. ATP content of Calanus finmarchicus. Limnol. Oceanogr., 17 : 906-908.

BAMSTEDT, U. et H.R. SKJOLDAL, 1976. Studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway. Adenosine phosphates and nucleic acids in Euchaeta norvegica (Copepoda) in relation to its life cycle. Sarsia, 60 : 63-80.

BARTHEL, D., 1984. Adenylate energy charge in three marine bivalve species during anoxia. Ophelia, 23 : 155-164.

BAYNE, B.L., R.J. THOMPSON and J. WIDDOWS, 1973. Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by Mytilus edulis L. In : Effects of temperature on ectothermic organisms. W. WIESER (Ed.), 181-193. Springer Verlag - Berlin.

BAYNE, B.L. and R.C. NEWELL, 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In : The Mollusca -Vol. 4. Physiology- part I. A.S.M. SALEUDDIN, Karl. M. WILBUR (Ed.). Academic Press, 407-515.

BEIS, I. et E.A. NEWSHOLME, 1975. The contents of adenine nucleotides, phosphagens and some glycolytic intermediates in resting muscles from vertebrates and invertebrates. Biochem. J., 153 : 23-32.

BERTHOME, J.P., J. PROU and A. BODOY, 1986. Performance de l'huître creuse, Crassostrea gigas T, dans le bassin d'élevage de Marennes-Oléron entre 1979 et 1982. HALIOTIS (sous presse).

BODOY, A., J. PROU et J.P. BERTHOME, 1986. Etude comparative de différents indices de condition chez l'huître creuse (Crassostrea gigas). HALIOTIS (sous presse).

BOMSEL, J.L. et A. PRADET, 1968. Study of adenosine 5'mono, di, triphosphate in plant tissues. IV - Regulation of the level of nucleotides in vivo by adenylate kinase : theoritical and experimental study. Biochem. Biophys. Acta, 162 : 230-242.

CAPUZZO, J.M. and J.J. SASNER, 1977. The effect of chromium on filtration rates and metabolic activity of Mytilus edulis L. and Mya arenaria L. In : Physiological responses of marine biota to polluants. F.J. Wernberg, A. Calabrese, F.P. Thunberg and W.B. Wernberg (Ed.). Academic Press. New-York, 225-237.

DESLOUS-PAOLI, J.M., 1982. Croissance et qualité de l'huître Crassostrea gigas Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. Tethys 10(4) : 365-371.

DESLOUS-PAOLI, J.M., Y. ZANETTE, M. HERAL, H. MASSE et J. GARNIER, 1982. Amélioration de la forme et de la qualité de l'huître Crassostrea gigas T dans les claires de Marennes-Oléron. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 45 : 181-194.

DICKSON, G.W. et J.P. GIESY, 1981. Variation of phosphoadenylates and adenylate energy charge in crayfish (decapoda : Astacidae) tail muscle due to habitat differences. Comp. Biochem. Physiol., 70A : 421-425.

DICKSON, G.W. et J.P. GIESY, 1982a. Seasonal variation of phosphoadenylate concentration and adenylate energy charge in dorsal tail muscle of the crayfish, Procambarus acutus acutus (Decapoda : Astacidae). Comp. Biochem. Physiol., 72A : 295-299.

DICKSON, G.W. et J.P. GIESY, 1982b. The effects of starvation on muscle phosphoadenylate concentrations and adenylate energy charge of surface and cave crayfish. Comp. Biochem. Physiol., 71A : 357-361.

GABBOTT, P.A., 1976. Energy metabolism. In : Marine mussels, their ecology and physiology. Bayne B.L. (Ed.). Cambridge University Press : 293-355.

GADE, G. et G. MEINARDUS, 1981. Anaerobic metabolism of the common cockle Cardium edule. V-Changes in the level of metabolites in the foot during aerobic recovery after anoxia. Mar. Biol., 65 : 113-116.

GIESY, J.P. et G.W. DICKSON, 1981. The effect of season and location on phosphoadenylate concentrations and adenylate energy charge in two species of freshwater clams. Oecologia, 49 : 1-7.

HERAL, M. et J.M. DESLOUS-PAOLI, 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître l'huître Crassostrea gigas estimée par des mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. Oceanol. Acta, 6(2) : 193-199.

HOFFMAN, N.E. and J.C. LIAO, 1977. Reverse phase high performance liquid chromatographic separations of nucleotides in the presence of solvophobic ions. Anal. Chem., 49 : 2231-2234.

IFREMER, 1986. Evolution et état du cheptel ostréicole dans le bassin de Marennes-Oléron : intérêt d'une régulation. Station de La Tremblade. Rapport interne DRV 86-06 : 35 p.

IVANOVICI, A.M., 1980a. Adenylate energy charge : an evaluation of applicability to assessment of pollution effects and directions for future research. Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer, 179 : 23-28.

IVANOVICI, A.M., 1980b. The adenylate energy charge in the estuarine mollusc (Pyrazus ebeninus). Laboratory studies of responses to salinity and temperature. Comp. Biochem. Physiol., 66A : 43-45.

KARL, D.M., 1978. Occurrence and ecological significance of GTP in the ocean and in microbial cells. Appl. Environ. Microbiol., 36(2) : 349-355.

KHYM, J., 1975. An analytical system for rapid separation of tissue nucleotides at low pressure on conventional anion exchangers. Clin. Chem. 21 (9) :1245-1252.

LERAY, C., 1979. Patterns of purine nucleotides in fish erythrocytes. Comp. Biochem. Physiol., 64B :77-82.

LIVINGSTONE, D.R., 1981. Induction of enzymes as a mechanism for the seasonal control of metabolism in marine invertebrates : glucose -6- phosphate dehydrogenases from the mantle and hepatopancreas of the common mussel Mytilus edulis L. Comp. Biochem. Physiol., 69B : 147-156.

LOWRY, O.M., N.I. ROSEBOROUGH, A.L. FARRAND and R.J. RANDALL, 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193 : 263-275.

OSTOLOVSKII, E.M., 1978. Effect of protein deficiency on nucleotide content and ATPase activity in some rat tissues. Voprosy Pitannia, 5 : 33-36.

PRADET, A. et J.L. BOMSEL, 1978. Energy metabolism in plants under hypoxia and anoxia. In Plant Life in anaerobic environments. D.D. Hook, R.M.M. Crawford Ed., Ann. Arbor Mich : Ann Arbor Sci : 89-118.

RAINER, S.F., A.M. IVANOVICI and V.A. WADLEY, 1979. Effect of reduced salinity on adenylate energy charge in three estuarine molluscs. Mar. Biol., 54 : 91-99.

RILEY, R.T., 1976. Changes in the total protein, lipid, carbohydrate and extracellular body fluid amino acids of Pacific oyster, Crassostrea gigas, during starvation. Proc. Nat. Shellfish. Ass., 65 : 84-90.

SAMAIN, J.F., J.Y. DANIEL, J.M. DESLOUS-PAOLI, J.R. LECOZ et J. MOAL, 1987. Référence pondérale pour l'étude de l'équipement digestif chez l'huître Crassostrea gigas. Actualités de Biochimie marine, Oceanis (sous presse).

SKJOLDAL, H.R. and U. BAMSTEDT, 1976. Studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway. Adenosine phosphates and nucleic acids in Meganyctiphanes norvegica (Euphausiacea) in relation to the life cycle. Sarsia, 61 : 1-14.

SKJOLDAL, H.R. and S. BARKATI, 1982. ATP content and adenylate energy charge of the mussel Mytilus edulis during the annual reproductive cycle in Lindaspollene, Western Norway. Mar. Biol., 70 : 1-6.

SYLVESTRE, C., C. BEAUPOIL, Y. BATREL et Y. Le GAL, 1984. Evolution de la charge énergétique adénylique sous l'effet d'une pollution expérimentale. C.R. Soc. Biol., 178 : 512-517.

WIJSMAN, T.C.M., 1976. Adenosine phosphates and energy charge in different tissues of of Mytilus edulis L. under aerobic and anaerobic conditions. J. Comp. Physiol., 107 : 129-140.

ZAROOGIAN, G.E., J.H. GENTILE, J.F. HELTSHE, M. JOHNSON and A.M. IVANOVICI, 1982. Application of adenine nucleotide measurements for the evaluation of stress in Mytilus edulis and Crassostrea virginica. Comp. Biochem. Physiol., 71 B : 643-649.

HALIOTIS, 16 (1987) : 513 - 526

ETAT DE LA PROLIFERATION DE LA CREPIDULE (Crepidula fornicata L.) DANS LE SECTEUR DE GRANVILLE (GOLFE NORMANO-BRETON - 1985)

par

Françoise QUINIOU et Michel BLANCHARD

IFREMER - Centre de Brest - DERO/EL - B.P. 337 - 29273 BREST CEDEX

ABSTRACT : PRESENT DISTRIBUTION OF THE SLIPPER-LIMPET (Crepidula fornicata L.) IN THE AREA OF GRANVILLE (1985).

From 1984 to 1985, an area spanning from "Mont-St-Michel Bay" (Normandy) to Jersey, was surveyed. The densities of Crepidula to be found on the sea-bed have been investigated through quantitative sampling by means of grabs and through underwater observation. At the same time, plankton samplings have allowed to follow larvae distribution.

The areas of highest density-planktonic as well as benthic prove to be correspondant. Furthermore, the observation points out to an obvious increase in the smallest sized cohorts, thus showing clearly that the population of Crepidula fornicata is rising in the "normano-breton" gulf.

Key words : Crepidula fornicata. Larva. Adult. Norman gulf. Geographic distribution. Evolution.

RESUME :

De 1984 à 1985 une zone comprise entre la baie du Mont-St-Michel et Jersey a été prospectée. Les densités de crépidules sur le fond ont été évaluées par échantillonnage quantitatif à la benne et par visualisation sous-marine. Des prélèvements planctoniques ont permis de suivre parallèlement l'évolution des abondances larvaires.

Les zones de densités maxima, planctoniques et benthiques se superposent. De plus l'examen de la population montre que les jeunes cohortes sont en nette progression, indiquant clairement que le peuplement de Crepidula fornicata est en pleine expansion dans le golfe normano-breton.

Mots clés : Crepidula fornicata. Larve. Adulte. Golfe normano-breton. Distribution spatiale. Evolution.

INTRODUCTION

Depuis son implantation en Grande-Bretagne à la fin du siècle dernier, la crépidule a progressivement colonisé les côtes européennes, essentiellement durant les 20 dernières années. Actuellement elle est présente sur tout le littoral français (Marteil, 1963, 1965 ; Deslous-Paoli, 1985, 1986).

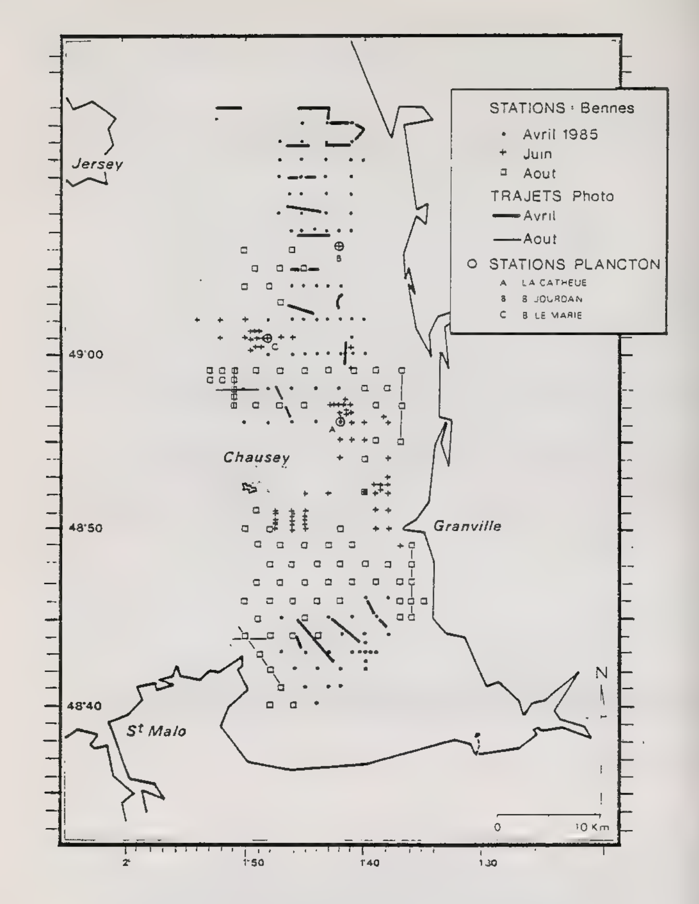


Fig. 1 : Position des points de prélèvement à la benne, des trajets vidéo et des trois points d'échantillonnage du plancton en 1984 et 1985.

Les premières observations de cette espèce dans le golfe normano-breton sont faites en 1974 par Dupouy et Latrouite (1979) en baie de Saint-Brieuc et, en 1976 par Rétière (1979) dans le secteur de Carteret. Récemment les densités présentes dans le secteur de Granville ont pu être évaluées (Blanchard, 1986), l'importance de cette population au sein du macrobenthos et du milieu pélagique a été soulignée.

Ce travail fait le point sur la prolifération de cette espèce dans le golfe et envisage son évolution possible dans les prochaines années.

MATERIEL ET METHODES

Le secteur d'étude se situe le long des côtes ouest de la Normandie (fig. 1), il est limité au nord par le havre de Saint-Germain (49°15'N) et à l'ouest par la longitude 1°50'W pour le domaine benthique et 2°20'W pour les prélèvements pélagiques. A terre, la limite d'investigation est le zéro des cartes marines.

1. Echantillonnage des larves

Les larves de crépidules sont prélevées au moyen d'un filet à plancton WP2 (de 80 µm de vide de maille) utilisé verticalement. La variation saisonnière a été suivie mensuellement de février à novembre 1984 en trois points (A, B, C) du secteur nord de Chausey, et au point C de février à octobre 1985 (fig. 1). Les répartitions spatiales ont été établies au cours de quatre campagnes : mai, juin et novembre 1984 et août 1985 (22 points ; fig. 3).

Parallèlement, la température de l'eau près du fond a été enregistrée en continu, d'avril à juin 1984 et de mars à octobre 1985, par immersion d'une sonde Aanderaa au point C. La température était relevée ponctuellement à chaque mission à l'aide d'un thermomètre à renversement.

2. Echantillonnage du benthos

Les prélèvements ont été réalisés en trois campagnes durant l'année 1985 : 88 stations du 19 au 25 avril, 73 stations les 06-07-08 juin et 81 stations du 28 au 31 août. La couverture géographique ainsi réalisée fournit une vision d'ensemble de la zone, avec un total de 242 points échantillonnés à des intervalles réguliers de un mille (fig. 1).

Les prélèvements, de 0.25 m^2, sont réalisés à la benne Hamon, à raison de deux échantillons par station. Chaque crépidule est mesurée sur la longueur droite (Ld).

Des observations sous-marines, réalisées en parallèle, ont permis de vérifier que les populations de crépidule ne sont pas réparties uniformément, mais que, des amas denses, de plusieurs dizaines de mètres carrés, succèdent, dans une radiale, à des zones de densité faible sinon nulle.

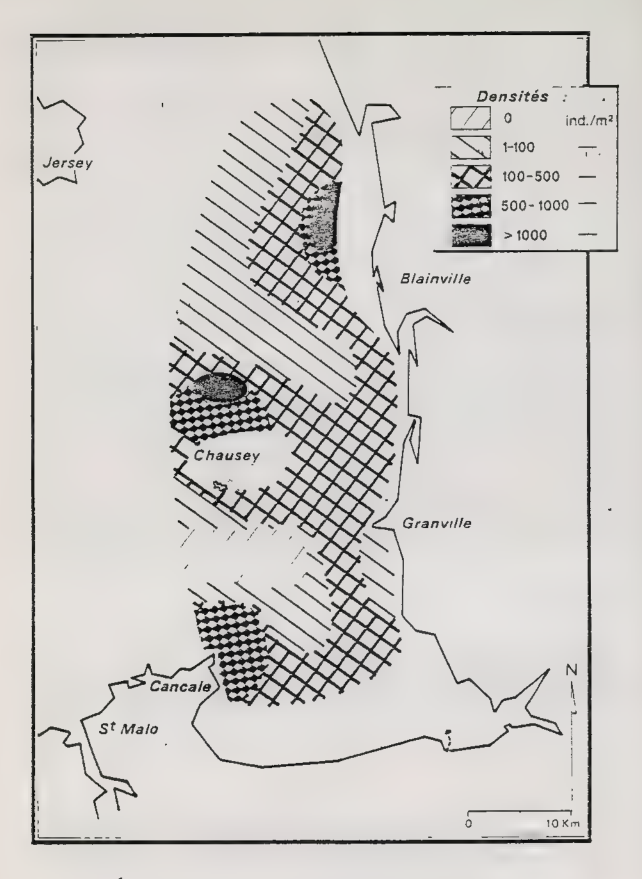


Fig. 2 : Répartition spatiale de Crepidula fornicata sur le fond.

Pour de telles répartitions, l'échantillonnage systématique est inadapté, mais ces prélèvements s'inscrivaient dans le cadre d'une étude d'autres filtreurs dont la répartition est plus régulière. Un échantillonnage stratifié en fonction de la bathymétrie et de la granulométrie aurait vraisemblablement donné sinon une moyenne différente du moins une variance plus faible.

Pour diminuer cette variance un "lissage" des densités observées aurait pu être réalisé au moyen d'une drague, évitant ainsi les variabilités intra-stations dues à l'échantillonnage à la benne.

RESULTATS

1. Répartition spatiale

a) La population benthique

* Densité

Sur 242 stations, la crépidule figure dans plus de la moitié, avec des densités s'échelonnant de 1 à 2193 individus pour 0.25 m^2, soit un maximum de 9000 par m^2 dans la zone nord-ouest de Chausey.

La figure 2 présente le bilan des densités évaluées par bennes sous forme d'une carte shématique. Les densités les plus importantes sont relevées essentiellement dans trois secteurs :

- sur les platiers rocheux devant Blainville.
- au nord-ouest de Chausey, sur une zone de maërl envasé.
- autour de la pointe de Cancale, dans une zone de cailloutis.

Les zones les plus pauvres se situent au sud de Chausey où la hauteur d'eau est supérieure à 15 m, ainsi que sur le banc de la Catheue qui est une dune hydraulique de sable fin.

La moyenne générale, pour l'ensemble des prélèvements, est de 75.2 individus/m^2 ($\pm$ 41.54 au seuil de sécurité de 95 %).

Les limites de la zone d'étude encerclent un domaine infralittoral de 1100 km^2. Sur cette surface calculée par digitalisation, on estime la population de Crepidula fornicata à $8.27 \cdot 10^{10}$, soit plus de 80 milliards d'individus.

* Biomasse

Sur un échantillon de 200 individus prélevés devant Blainville en août, une allométrie longueur droite - poids frais total a été calculée :

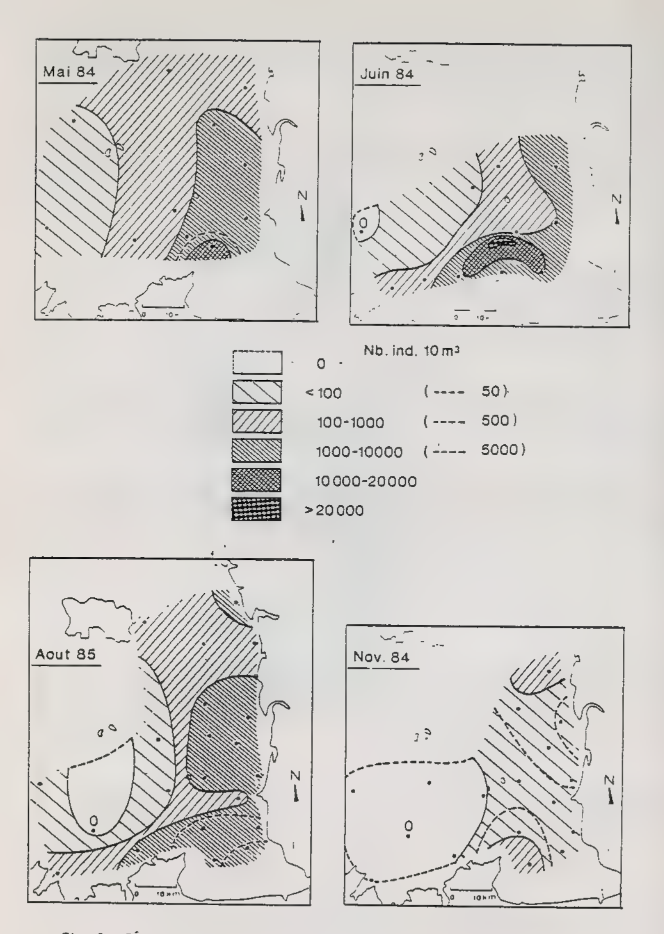


Fig. 3 : Répartition spatio-temporelle des larves de Crepidula fornicata.

$$\log W = 3.125 \times \log L - 9.467$$

L = longueur droite en millimètres ; W = poids frais en grammes.

Une moyenne pondérale est recalculée pour chaque station ; sur le total des 242 stations elle est de 135.7 g/m^2. Pour l'ensemble du secteur étudié, la biomasse est donc de 149 248 tonnes. L'intervalle de confiance, calculé pour un coefficient de sécurité de 95 % est de 8.10^4, d'où l'estimation proposée de 150 000 ± 80 000 tonnes de crépidules.

* Facteurs de répartition

- Bathymétrie

La distribution bathymétrique de la crépidule se situe entre 0 et 50 m, mais c'est surtout à la côte que se trouvent les peuplements denses (Coum, 1979). Ceci se confirme dans le golfe normano-breton puisque : de 0 à 10 m la moyenne des densités observées est de 100 individus/m^2 avec une répartition en taches ; elle n'est plus que de 56 individus/m^2 au-delà des 10 m de profondeur, de plus sa répartition y est plus homogène.

- Granulométrie

Une analyse des résultats, comparée à la répartition des sédiments superficiels (Vaslet et al., 1979) vérifie que si l'espèce est omniprésente, elle montre un préférendum sédimentaire :

. cailloutis	: 132 individus/m^2
. vases	: 126 "
. graviers bioclastiques	: 106 "
. sables bioclastiques	: 66 "
. graviers lithoclastiques	: 43 "
. sables lithoclastiques	: 17 "

Les fortes densités dans les secteurs envasés s'expliquent par le choix de coquilles mortes comme support pour l'installation de nouvelles cohortes.

- Apports nutritifs

Citant différents auteurs, Coum (1979) propose diverses valeurs du taux de filtration : la valeur maximale est celle proposée par Newell et Kofoed en 1977 de 1.5 litres par gramme de poids sec et par heure.

Pour une densité moyenne sur l'ensemble du secteur de 75.2 individus/m^2 avec une valeur moyenne pondérale de 0.23 g de chair sèche on obtient 26.46 litres à l'heure. Cette quantité d'eau filtrée par la population de crépidules est donc actuellement relativement faible, et la quantité de nourriture phytoplanctonique disponible, importante dans ce secteur (Erard, 1986) est loin d'être un facteur limitant.

Par contre dans des secteurs de densité maxima ($9000/m^2$) la quantité d'eau filtrée par la population atteindrait avec ce même calcul plus de trois mètres cubes à l'heure, encore ne s'agit-il ici que de la population adulte, la population larvaire augmentant encore ce taux de pompage, qui devient ainsi un facteur limitant pour l'installation et la survie d'autres filtreurs.

b) Les larves

* Répartition spatio-temporelle

La figure 3 montre que les larves de crépidules sont présentes dans la zone côtière en très forte densité au printemps et en été. Les abondances maximales atteignent 8815 larves/10 m^3 en août 1985 et 28750 larves/10 m^3 au mois de juin 1984 ; soit deux à cinq fois plus qu'en rade de Brest (Coum, 1979). Il est intéressant de noter que les zones d'abondance maximale se superposent très bien à celles des adultes sur le fond. De plus, en ces points, les larves de Crepidula fornicata représentent la quasi totalité des larves de gastéropodes dans les prélèvements de zooplancton (80 % à 96 %) ; Le Fèvre-Lehoërff et al. (1986) observent en septembre 1980 et en juin 1981 des valeurs atteignant 99 % en baie du Mont-Saint-Michel.

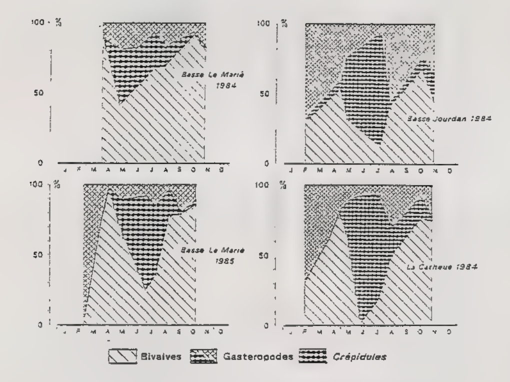


Fig. 4 : Evolution des pourcentages de Crepidula fornicata au sein des larves meroplanctoniques de mollusques en trois points du Cotentin-Centre. (Point A : La Catheue. Point B : Basse Jourdan. Point C : Basse le Marié).

La figure 4 montre l'importance des crépidules au sein des larves de mollusques observées dans les prélèvements. Le total des larves de mollusques représente 7.8 à 15.8 % des densités zooplanctoniques, l'espèce Crepidula fornicata atteignant à elle seule 1.5 à 2.5 % et jusqu'à 12.1 % de l'échantillon en juillet 1985 au point C.

En 1984, l'abondance des crépidules est tout à fait comparable aux trois points A, B et C : 997 à 1365 larves/10 m^3 (moyenne annuelle). Nous voyons qu'aux points côtiers A et B cette espèce représente plus de 90 % des mollusques (en juin-juillet) contre 80 % au point C (Basse le Marié) très riche en bivalves (Blanchard et al., 1983).

En 1985, l'abondance des larves de bivalves est restée identique à celle de 1984 au point C (7900 larves/10 m^3) cependant que celle des crépidules a augmenté, leur pourcentage au sein des mollusques approche les 90 %.

* Facteurs de répartition

- Hydrologie et courantologie

Erard (1986) montre que le golfe normano-breton est caractérisé par : l'existence de gradients hydrologiques horizontaux du fond de la baie du Mont-Saint-Michel vers le large, ainsi que par une absence de stratification verticale. La modélisation numérique de la circulation résiduelle Lagrangienne par Orbi (1986) montre l'existence de tourbillons cycloniques autour des îles et à la pointe de Cancale, de plus les courants le long des côtes sont très faibles. Enfin, un front hydrologique passant entre Jersey et Guernesey restreint considérablement les échanges avec le large.

Ces caractéristiques favorisent donc les migrations verticales et limitent la dispersion des larves de Crepidula fornicata dont la phase pélagique est de courte durée, environ 15 jours d'après Chipperfield (1951).

- Phytoplancton

Les populations phytoplanctoniques et la production primaire ont été étudiées sur l'ensemble du golfe (Erard, 1986) ; cette étude fait apparaître en baie du Mont-Saint-Michel et à la sortie des havres, des zones de haute productivité (jusqu'à 5684 cellules/m^3), qui sont d'autant plus favorables au développement des larves du mollusque filtreur qu'est la crépidule, qu'il s'agit d'espèces de petite dimension (Rhizosolenia fragilissima au printemps : 6 µm et, Leptocylindrus minimus en été : 2-3 µm).

2. <u>Evolution de la population</u>

* Période de reproduction

Le suivi au point C (Basse le Marié) des larves de crépidules en 1984 et 1985 montre que dans le golfe normano-breton, la ponte est continue de février à novembre (fig. 5) comme le décrivent Chipperfield (1951), Conklin (1897), Coum (1979), Le Gall (1980) et, Lubet et Le Gall (1972). La période de ponte maximale se situe de juin à août comme à Luc-sur-Mer (Le Gall, 1980) et en rade de Brest (Coum, 1979) ; dans le bassin de Marennes-Oléron elle se produit un mois plus tôt (Deslous-Paoli, 1985).

Malgré un hiver rigoureux en 1985 (température au fond < 6°C), les larves de crépidules sont présentes dès la fin février et leur abondance croît très rapidement début avril. A cette date, elle est 30 fois supérieure à celle observée l'année précédente. Ces densités larvaires coïncident avec un passage de la température de l'eau de 7°C à 8.5°C, cet accroissement s'étant produit fin avril en 1984.

Par ailleurs, les abondances maximales sont plus élevées en 1985 : 7700 larves/10 m^3 (juillet) contre 4800 larves/10 m^3 en août 1984.

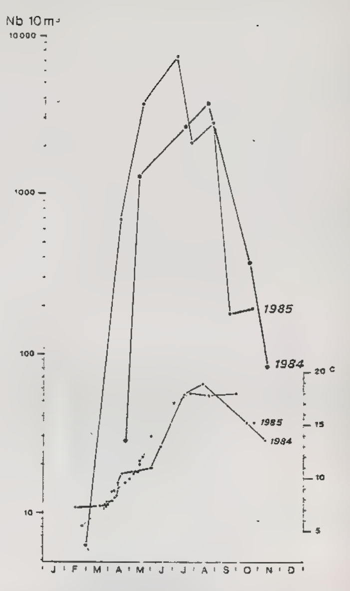


Fig. 5 : Evolution saisonnière des abondances de larves de <u>Crepidula fornicata</u> et de la température près du fond au point C (Basse le Marié).

* Analyse des histogrammes de fréquence de taille

Les histogrammes de fréquence de taille des individus prélevés au cours des trois campagnes "benthos" sont reportés sur la figure 6. L'analyse des stries d'accroissement sur 200 individus permet d'âger ces derniers (Coum, 1979) et d'extrapoler ces résultats à l'ensemble de la population. Avril et juin 1985 offrent deux ensembles à peu près identiques avec plusieurs modes. Le premier, 8 mm en avril et 10 mm en juin, correspond aux individus

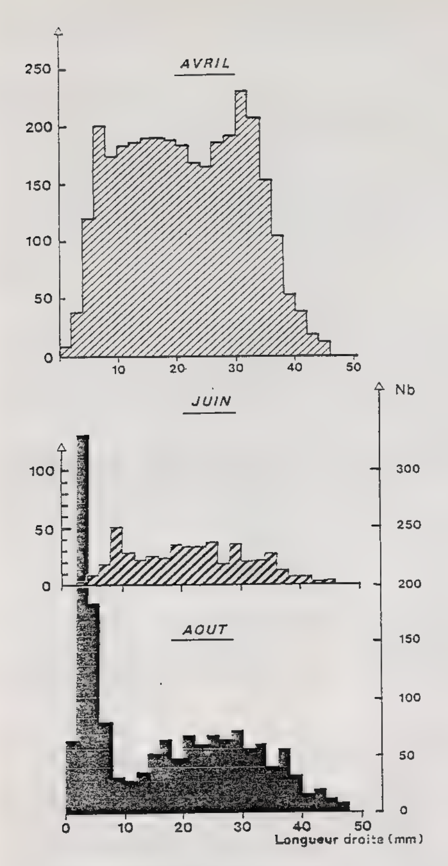


Fig. 6 : Histogrammes de fréquence de taille (Ld) de Crepidula fornicata dans le golfe normano-breton.

nés en 1984 ; le deuxième centré vers 20 mm représente les crépidules âgées de deux ans ; un troisième, groupant celles de trois ans, se situe à 30 mm. Au-delà, les modes ne sont plus distincts.

Dans l'histogramme du mois d'août, la prépondérance d'un mode supplémentaire centré à 4 mm se remarque, il correspond à l'arrivée sur le fond de la cohorte du début de l'été 1985. Ce pic représente 45 % des crépidules échantillonnées en août. Il semble que le recrutement de 1985 soit important comme le confirment les densités larvaires observées.

L'année 1985 a donc été très favorable à Crepidula fornicata tout comme les années 1979 et 1980. En effet : en septembre 1980 Le Fèvre-Lehoërff et al. (1986) trouvent plus de 1000 larves/10 m^3 ; par ailleurs la plupart des animaux situés à la base des chaines sont âgés de cinq à six ans, alors que l'espèce a une durée de vie d'environ dix ans (Le Gall, 1980).

CONCLUSION

Les moyens d'échantillonnage benthique inadaptés à cette espèce, ne permettent qu'une estimation du stock assortie d'une large erreur, cependant le chiffre de 150 000 tonnes de crépidules sur ce secteur de Granville est important, d'autant que les estrans qui l'entourent sont largement colonisés.

Au vu des densités larvaires en évolution, et de l'abondance des jeunes cohortes, on peut confirmer les observations faites par les professionnels, à savoir que, sur l'ensemble du golfe normano-breton, l'espèce semble en pleine expansion alors qu'en baie de Seine, infestée depuis plus longtemps (de Kergariou et al., 1979), elle semble en phase stationnaire (Le Gall, com. pers.).

Connaissant le préférendum bathymétrique de la crépidule, il y a peu de chance pour qu'elle envahisse les zones plus profondes du golfe. Par contre, elle risque d'occuper totalement les secteurs déjà infestés où elle dispose de place et de nourriture : c'est le cas de la baie de Saint-Brieuc, du fond de la baie du Mont-Saint-Michel jusqu'à Granville, mais également des estrans et des platiers du Cotentin enrichis par les apports telluriques. Il est à craindre qu'elle prolifère jusqu'au cap de Carteret, puisque sur la façade ouest du Cotentin, il existe (fig. 7) un courant résiduel sud-nord (Orbi, 1986).



Fig. 7 : Circulation résiduelle de marée dans le golfe normano-breton. d'après Orbi, 1986.

La remise à l'eau des crépidules draguées lors des pêches de coquillages, alors qu'une loi du 30.12.1932 oblige leur destruction, et l'absence de facteurs limitants, sont donc des facteurs favorables à l'extension de Crepidula fornicata au cours des prochaines années.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BLANCHARD, M., 1986. Etude régionale intégrée du golfe normano-breton. Vol. III. Rapport IFREMER pour la CEE, n° 842-F : 180 p.

BLANCHARD, M., CHARDY, P., et BERTHOU, P., 1983. Les bivalves. in Etude écologique du site Cotentin-Centre. Vol. III. Rapport CNEXO pour EDF : 183 p.

CHIPPERFIELD, P.N.J., 1951. The breeding of Crepidula fornicata L. in the river Blackwater, Essex. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 30 : 49-71.

CONKLIN, E.G., 1897. The embryology of Crepidula, a contribution to the cell linkage and early development of some marine Gastropods. J. Morph., XIII : 227 p.

COUM, A., 1979. La population de crépidules Crepidula fornicata (L. 1758) en rade de Brest. Ecologie et dynamique. Thèse 3e cycle, Ocean. Biol., Univ. Bret. Occ. : 133 p.

DESLOUS-PAOLI, J.M., 1985. Crepidula fornicata L. (Gastéropode) dans le bassin de Marennes - Oléron. Structure, dynamique et production d'une population. Oceanologica Acta, 8 (4) : 453-460.

DESLOUS-PAOLI, J.M., et HERAL, M., 1986. Crepidula fornicata L. (Gastéropode, Calyptreidae) dans le bassin de Marennes-Oléron : composition et valeur énergétique des individus et des pontes. Oceanologica Acta, 9 (3) : 305-312.

DUPOUY, H., et LATROUITE, D., 1979. Le développement de la crépidule sur le gisement de coquilles St-Jacques de la baie de St-Brieuc. Sciences et Pêche, n° 292 : 13-19.

ERARD, E., 1986. Etude régionale intégrée du golfe normano-breton. Vol. II. Rapport IFREMER pour la CEE, n° 842-F : 143 p.

de KERGARIOU, G., LATROUITE, D., CLAUDE, S., et PERODOU, D., 1979. Extension de la crépidule (Crepidula fornicata) en Manche orientale. Rapport CIEM/CM 1979/K, 15 : 5 p.

LE FEVRE-LEHOËRFF, G., VERCELLI, C., et QUINIOU, F., 1987. Influence des limites hydrologiques sur la répartition du zooplancton dans le golfe normano-breton (Manche ouest). Jour. Rech. Oceano. (à paraître).

LE GALL, P., 1980. Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la crépidule Crepidula fornicata (mollusque mésogastéropode). Thèse Dr ès Sciences Nat., Univ. Caen : 251 p. + annexes.

LUBET, P., et LE GALL, P., 1972. Recherches préliminaires sur la structure des populations de Crepidula fornicata Phil, mollusque mésogastéropode. Bull. Soc. Zool. France, 97 : 211-222.

MARTEIL, L., 1963. La crépidule (Crepidula fornicata) en France. Sciences et Pêche, n° 121 : 6 p.

MARTEIL, L., 1965. Extension de l'aire géographique de Crepidula fornicata (L.) pendant l'année 1964. Sciences et Pêche, n° 135 : 5-6.

ORBI, A., 1986. Circulation de marée dans le golfe normano-breton. Thèse 3e cycle, Univ. Bret Occ. : 229 p.

RETIERE, C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton. Thèse Dr es Sciences Nat., Fac. Sci. Rennes : 370 p.

VASLET, D., LARSONNEUR, C., et AUFFRET, J.P., 1979. Les sédiments superficiels de la Manche. Carte au 1/500 000. BRGM édit. Orléans.

HALIOTIS, 16 (1987) : 527 - 541

LES MOLLUSQUES NON-CULTIVES DU BASSIN DE MARENNES-OLERON : QUANTIFICATION ET REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES STOCKS.

par

Pierre-Guy SAURIAU*

IFREMER, Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles
B.P. 133, 17390 LA TREMBLADE (FRANCE).

ABSTRACT : STOCK ASSESSMENTS OF THE NON-CULTIVATED MOLLUSCS IN THE OYSTER CULTURE AREA OF MARENNES-OLERON

A quantitative sampling was made on the non-cultivated molluscs of the soft bottom macrofauna in the bay of Marennes-Oleron. A stratified random sampling, including an optimal allocation strategy, provided adequate data to estimate abundance and biomass (total weight, dry weight and ash-free-dry weight) of each molluscan species. The main stratification factors were respectively the bathymetric levels, the different types of sediment and the differences between natural, oyster-free mud flats and cultivated areas. A Smith Mc-Intyre grab was used to sample the subtidal, shallow areas and the tidal flats as well. The total number of sampling stations was 370. The final estimation of the total weight of benthic molluscs was 14,400 ± 3,000 tons (at 95 % confidence limits). The main trophic competitors for oysters were : *Cerastoderma edule* (4,500 ± 2,200 tons), *Mytilus edulis* (2,600 ± 2,000 tons), *Crepidula fornicata* (1,800 ± 900 tons), *Solen marginatus* (800 ± 600 tons) and *Macoma balthica* (800 ± 400 tons).

Key words : Sampling, stratification, stock assessments, biomass, non-cultivated benthic molluscs, Marennes-Oleron.

RESUME : La stratégie d'échantillonnage retenue pour l'estimation des stocks de mollusques benthiques non-cultivés du bassin de Marennes-Oléron consiste en un type d'échantillonnage aléatoire stratifié, après allocation optimale de l'effort d'échantillonnage au sein des strates. L'engin de prélèvement, une benne Smith Mc-Intyre, a été utilisée sur l'ensemble de la zone soit 180 km^2. Les principaux stratificateurs sont la bathymétrie, les types biosédimentaires et la présence ou l'absence de culture d'huîtres. Un ensemble de 370 stations a été effectué. Le stock global de mollusques non-cultivés est évalué en biomasse fraîche à 14 400 ± 3 000 tonnes (au seuil d'erreur de 5 %). Les principales espèces compétitrices sur le plan trophique des huîtres sont : *Cerastoderma edule* (4 500 ± 2 000 tonnes), *Mytilus edulis* (2 600 ± 2 000 tonnes), *Crepidula fornicata* (1 800 ± 900 tonnes), *Solen marginatus* (800 ± 600 tonnes) et *Macoma balthica* (800 ± 400 tonnes).

Mots clés : Echantillonnage, stratification, stock, biomasse, mollusques benthiques non-cultivés, Marennes-Oléron.

* Adresse actuelle : Laboratoire de Biologie Marine, Université de Nantes, 2, rue de la Houssinière, 44072 NANTES CEDEX 03.

INTRODUCTION

Le bassin de Marennes-Oléron, premier bassin ostréicole français de par sa production commerciale annuelle (Héral, 1986) fait l'objet depuis une dizaine d'années d'une étude globale abordée de manière séquentielle. Le but ultime de cette étude consiste en l'élaboration d'un modèle de gestion de la ressource conchylicole, visant à optimiser la production ostréicole par une estimation des stocks d'huîtres compatibles avec les possibilités trophiques du milieu. Cette recherche s'est déployée selon différents axes : hydrologique, écophysiologique, nutritionnel et dynamique des stocks (estimation des stocks et de la production commerciale).

Ainsi l'étude des stocks d'huîtres japonaises cultivées *Crassostrea gigas* Thunberg, menée par photographies aériennes et échantillonnages terrestres (Bacher, 1984 ; Bacher *et al.*, 1986) ou expérimentalement par télédétection (Deslous-Paoli *et al.*, 1985) a permis d'avancer le chiffre de 69 000 ± 12 000 tonnes d'huîtres cultivées en 1984 avec une précision de 18 %. En parallèle, il s'avère alors nécessaire d'estimer les abondances et biomasses des espèces non-cultivées appartenant à la même niche trophique que les huîtres japonaises.

L'évaluation quantitative de ce compartiment "compétiteurs trophiques des huîtres *C. gigas*" permettra alors de résoudre la question posée, à savoir : faut-il prendre en compte ou négliger dans un futur modèle de gestion de la ressource conchylicole du bassin de Marennes-Oléron, le niveau de biomasse des populations non-cultivées, compétitrices sur le plan trophique des huîtres ?

METHODE :

L'objectif principal de cette étude consiste en l'estimation à l'échelle du bassin des stocks de mollusques non-cultivés compétiteurs trophiques des huîtres en élevage. Deux objectifs secondaires en découlent : la quantification des stocks par espèce et leur localisation géographique. Ainsi le choix de la stratégie d'échantillonnage s'est effectué afin de répondre de manière précise à cet objectif principal.

Le plan retenu consiste en un échantillonnage aléatoire stratifié après allocation optimale de l'effort d'échantillonnage au sein des strates (Cochran, 1977 ; Scherrer, 1983). La démarche logique adoptée, décrite en détail par Sauriau (1986), comporte trois étapes successives :

- En premier, l'élaboration d'une étude pilote dont les bases découlent des connaissances antérieures acquises sur cet écosystème charentais, aboutit à la réalisation d'un pré-échantillonnage du 2 décembre 1983 au 22 janvier 1984. En effet, l'ensemble des travaux de Baudoin (1949) ; Callame (1961) ; Faure (1969), Hily (1976) ou Massé et Lagardère (1981) démontre le caractère très hétérogène du domaine benthique du bassin, constitué d'une mosaïque de peuplements. Pour cela, s'est imposée la notion de découpage ou stratification du bassin en zones ou strates homogènes selon des stratificateurs corrélés aux niveaux de

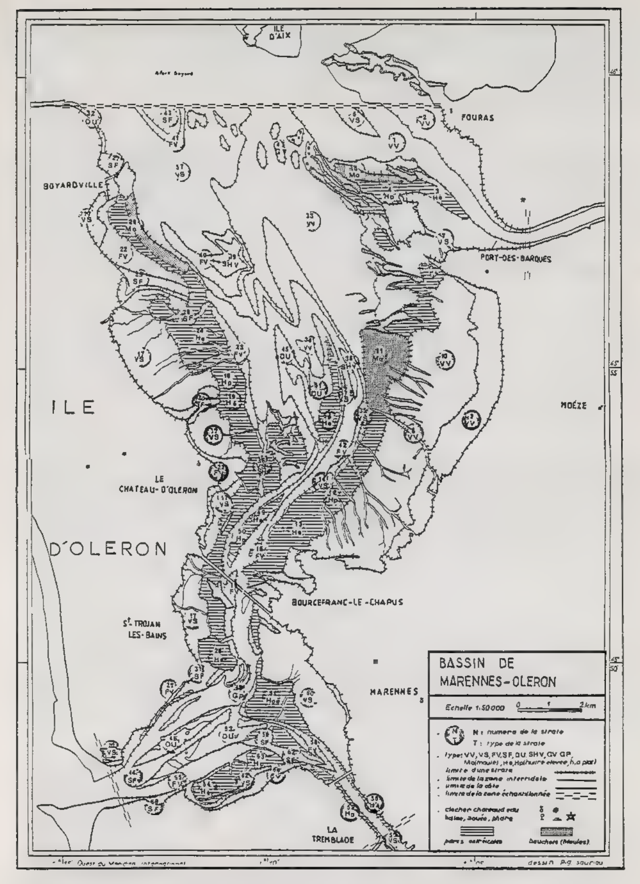


Figure 1 : Localisation des strates. Résultats du pré-échantillonnage 2.12.1983 au 22.01.1984

densité et biomasse tels que les types biosédimentaires (Chassé *et al.*, 1978), les niveaux bathymétriques ou la présence absence de cultures (parcs ostréicoles et bouchots à moules). Un ensemble de 68 strates est ainsi construit (figure 1), découlant pour l'essentiel des cartes biosédimentaires déjà existantes (Hily, 1976) et réactualisées par les analyses granulométriques réalisées lors de cette étude pilote.

- En second, les informations collectées au cours de cette étude pilote (niveaux d'abondance, de biomasse et leur variance associée) forment le plan d'optimisation qui détermine le nombre d'échantillons dans chacune des strates afin d'atteindre un niveau de précision préalablement fixé. Ici, pour un estimateur de biomasse exprimé en masse de tissu sec décalcifié, si l'échantillon total comporte 300 stations, le coefficient de variation prédit est de l'ordre de 10 % (rapport de l'écart-type à la moyenne), ce qui correspond à un niveau de précision d'environ 20 % (Sauriau, 1986).

- En dernier et troisième temps, l'échantillonnage final du 10 mai au 22 juin 1984 est de type aléatoire stratifié après allocation optimale de l'effort d'échantillonnage au sein des strates. Il comporte 370 stations (figure 2) réparties sur l'ensemble des 68 strates. La position de chaque station est tirée aléatoirement pour chaque strate et reportée sur une carte du bassin. La superficie totale de la zone prospectée représente 180,44 km^2, ses limites étant portées sur les figures 1 et 2.

L'échantillonnage sur le terrain s'est effectué en bateau à l'aide d'une benne Smith Mc-Intyre ou à pied sur les parcs ostréicoles à l'aide d'un quadrat de 0,1 m^2 sur une profondeur de 10 à 15 centimètres. Le tamisage est réalisé sur une maille de 1 milimètre de côté, la macrofaune étant fixée au formol à 4 % puis conservée à l'alcool après tri spécifique au laboratoire. Chaque station comporte deux prélèvements unitaires de 0,1 m^2 et un prélèvement granulométrique. La position de chaque station est repérée au cercle hydrographique. Les biomasses sont exprimées en masse fraîche totale alcoolisée, en masse de tissu sec décalcifié ou en masse de tissu sec libre de cendre (les organismes sont décalcifiés dans l'acide chlorhydrique dilué, rincés, séchés à l'étuve à 60° pendant 48 heures, puis calcinés à 450° pendant 24 heures). La détermination des mollusques s'est appuyée sur les travaux de Tebble (1966), de Glémarec (1964) pour le genre *Abra*, de Glémarec (1968) pour le genre *Spisula*, de Fretter et Graham (1976 à 1981) pour les prosobranches et la synonymie des espèces recensées sur les travaux de Granier et Penez (1984). Les types biosédimentaires utilisés sont ceux définis par Chassé et Glémarec (1976 a, b) soit principalement, VV : vase pure, VS : vase sableuse, FV : sable fin envasé, SF : sable fin, DU : sable dunaire, SHV : sable hétérogène envasé, GP : gravier propre et GV : gravier envasé. L'emploi des estimateurs statistiques théoriques selon Cochran (1977), ou Scherrrer (1983) s'est fait sous l'hypothèse simplificatrice suivante : la loi de distribution des variables (abondance, biomasse) suit une loi normale. Dans ce cas, le meilleur estimateur de la moyenne est la moyenne arithmétique et il devient possible de calculer des intervalles de confiance au risque d'erreur de 5 % en suivant la formulation de Sattherwaite (1946) *in* Cochran (1977).

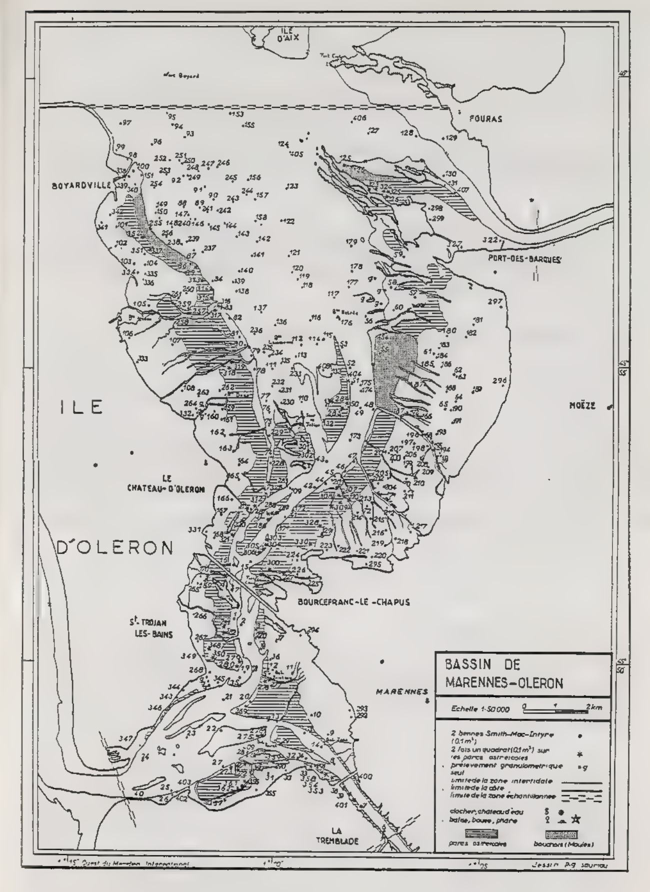


Figure 2 : Localisation des 370 stations. Echantillonnage final 10.05.1984 au 22.06.1984.

RESULTATS

1. Physionomie sédimentaire

La physionomie générale du bassin semble fondée sur une dichotomie sédimentaire : les estrans vaseux (VV) de la côte charentaise de l'est s'opposent aux estrans plus sableux (SF à VS) de la côte d'Oléron. Cette dichotomie sédimentaire semble liée au mouvement général des masses d'eaux ainsi qu'à leurs fluctuations spatiales et saisonnières, les principaux apports détritiques provenant des fleuves Charente et Seudre.

Localement à l'échelle du parc ostréicole, l'activité de biodéposition des huîtres amplifie l'envasement du sol (Sornin *et al.*, 1983), alors qu'à l'échelle du bassin, les relevés topographiques de 1985 ne mettent en évidence aucun différentiel bathymétrique significatif depuis les dix dernières années.

2. Abondance et biomasse globales des mollusques du bassin de Marennes-Oléron (tableau 1)

En toute rigueur, l'analyse des résultats doit distinguer le type d'occupation du sol : les zones de cultures (parcs ostréicoles et bouchots à moules) et les zones hors culture. En effet deux engins de prélèvement, respectivement un quadrat et une benne, ont été utilisés. Cette scission se justifie car ces engins possèdent leur propre efficacité qui n'est pas égale à 1, les estimations se trouvent biaisées de manière différente.

Tableau 1 : Valeur totale, intervalle de confiance à 95 %, coefficient de variation (CV %) et précision (P. %) pour chaque estimateur selon le type d'occupation du sol.

ESTIMATEUR	TYPE D'OCCUPATION DU SOL	TOTAL et INTERVALLE DE CONFIANCE	CV %	P. %
ABONDANCE (millions)	parc MOULES	397 < 680 < 963	9,7	41,7
	parc HUITRES	6262 < 9131 < 11998	14,1	31,4
	sans parc	119893 < 156358 < 192824	11,5	23,3
	TOTAL	129610 < 166169 < 202728	10,8	22,0
MASSE FRAICHE (tonnes)	parc MOULES	87 < 1024 < 1961	7,2	91,5
	parc HUITRES	585 < 2581 < 4578	34,2	77,3
	sans parc	8413 < 10814 < 13215	10,6	22,1
	TOTAL	11450 < 14419 < 17388	10,1	20,6
M. TISSU SEC LIBRE DE CENDRE (tonnes)	parc MOULES	0 < 68 < 259	22,0	279,5
	parc HUITRES	0 < 171 < 371	48,1	117,6
	sans parc	508 < 634 < 761	9,8	20,0
	TOTAL	652 < 873 < 1094	11,9	25,3
M. TISSU SEC (tonnes)	parc MOULES	0 < 98 < 406	24,9	316,0
	parc HUITRES	0 < 247 < 543	48,8	119,5
	sans parc	655 < 822 < 990	9,9	20,3
	TOTAL	850 < 1167 < 1484	12,7	27,2

L'abondance globale des mollusques benthiques non-cultivés de substrats meubles oscille entre 129 et 203 milliards d'individus : la quasi-totalité (90 %) de ces mollusques se répartit en dehors de la zone d'élevage (huître ou moule). La biomasse globale exprimée en masse fraîche totale alcoolisée est de 14 400 tonnes, les bornes de l'intervalle de confiance à 95 % étant 11 400 et 17 400 tonnes. La biomasse de tissu sec libre de cendre se situe entre 650 et 1 100 tonnes pour un total de 870 tonnes.

De même que pour les abondances, l'ensemble de la zone hors culture (estrans, chenaux et zone nord subtidale) représente 75 % de cette biomasse totale non cultivée alors que la zone des parcs ostréicoles n'en représente que 25 %.

Ces données, ramenées à une valeur moyenne par unité de surface en km^2, indiquent à l'échelle du bassin une densité moyenne de 921 millions d'individus/km^2 et une biomasse moyenne de 80 tonnes fraîches/km^2 ou de 4,8 tonnes de tissus secs sans cendre/km^2.

D'un point de vue méthodologique, il faut noter que le coefficient de variation (CV%) des différentes estimations totales avoisine les 10 à 13 % pour un échantillon de 370 stations. Cette valeur est plus élevée que celle prédite par l'optimisation pour une même taille d'échantillon : CV% de la biomasse de tissu sec voisin de 5 % pour 370 stations (Sauriau, 1986). Cependant l'ordre de grandeur dans les deux cas de ce coefficient CV % pour les estimations totales reste relativement voisin, alors qu'il dépasse 20 à 48 % pour les parcs à huîtres ou bouchots à moules. De même, le niveau de précision (rapport à la moyenne de la moitié de l'intervalle de confiance) varie entre 21 et 27 % pour l'estimation globale mais atteint de très fortes valeurs, plus de 300 % dans le cas des bouchots à moules.

Ces valeurs du coefficient de variation ou de la précision dépendent du nombre d'échantillons réalisé pour chaque type d'occupation du sol : 6 stations pour les bouchots, 64 pour les parcs à huîtres et 300 pour la zone hors culture. Aux fortes valeurs du coefficient CV% ou de la précision correspondent de faibles valeurs du nombre d'échantillons.

3. Répartition géographique (figures 3 et 4)

Au cours de l'élaboration du plan d'échantillonnage, le bassin a été subdivisé en 7 secteurs appelés superstrates (fig. 3) : Charente n°1, vasière de l'est n°2, côte d'Oléron n°3, zone subtidale n°4, bancs sableux du centre et sud n°5, Seudre n°6 et estrans sud (Marennes-Ronce) n°7. Ce regroupement se base sur des critères bathymétriques (distinction du n°4), biosédimentaires (distinction des n°2, 3, 5 et 7) et hydrologiques (1 et 6) ; chacunes des superstrates regroupant un ensemble de strates homogènes selon ces critères (figures 2 et 3). En particulier pour la Charente (1) et Seudre (6), les études hydrologiques de Héral *et al.*, (1978) montrent les particularités de leurs masses d'eau vis-à-vis de celles transitant au nord, au centre et au sud du bassin.

Les valeurs moyennes par unité de surface en km^2 (figure 4) montrent qu'en abondance, la zone intertidale (2, 3 et 7) et la zone de Charente (1) s'opposent à la partie centrale du bassin : bancs sableux (5) et zone subtidale nord (4) ; en biomasse les estrans sud de Marennes-Ronce (7) et les estrans d'Oléron (3) semblent les plus fertiles. L'analyse reste la même si le mode d'expression de la biomasse est pris en compte.

Ces valeurs moyennes multipliées par la surface de chaque superstrate (figure 3), indiquent globalement que la vasière de l'est (2) représente à elle seule plus de 55 % de l'abondance totale, les secteurs intertidaux (2) et (3) réunis groupant 75 % de l'abondance totale des mollusques non-cultivés du bassin. En biomasse, la zone intertidale (2, 3 et 7) représente près de 70 % de la biomasse totale que ce soit en masse fraîche totale alcoolisée ou en masse de tissu sec libre de cendre ; la superstrate (4) subtidale sous influence océanique en représentant 25 %.

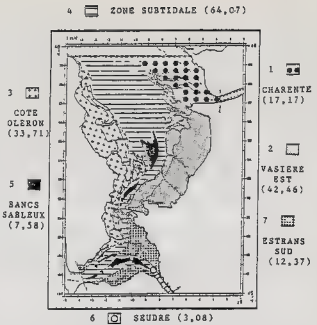


Figure 3 : Position des superstrates dans le bassin. (indication de la surface en km^2).

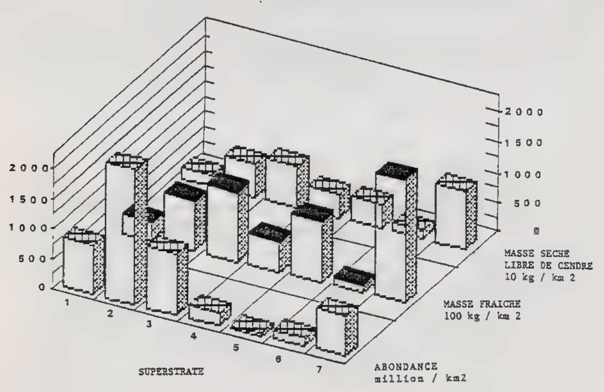


Figure 4 : Répartition des valeurs moyennes par km^2 des abondance et biomasse selon les 7 superstrates.

Finalement se distinguent deux grands groupes, d'une part la zone intertidale dans sa globalité (2, 3, 5 et 7) siège des fortes abondances et biomasses, et d'autre part la zone subtidale au nord (4) moins fertile et les zones sous influences fluviales directes beaucoup plus pauvres, Charente (1), voir azoïques Seudre (6).

4. <u>Répartition spécifique</u> (figure 5 et tableau 2)

Les estimations par espèces découlent des calculs de l'échantillonnage aléatoire stratifié et doivent être considérées à l'échelle du bassin. Ne sont représentées que les 15 premières espèces, par leur abréviation pour chaque estimateur (figure 5), sur les 60 recensées (tableau 2).

<u>Tableau 2</u> : Liste des mollusques, synonymie, code et rang décroissant selon les estimations totales en abondance (rang abondance), en biomasse fraîche totale (rang m. fraîche) et en biomasse de tissu sec libre de cendre (rang m. sec-cendre).

ESPECE et synonymie	CODE	RANG ABONDANCE	RANG M. FRAICHE	RANG M. SEC-CENDRE
Abra alba (Wood)	ABRAALB	16	40	37
Abra nitida (Müller)	ABRANIT	6	31	23
Abra ovata (Philippi)	ABRAOVA	50	56	57
Abra tenuis (Montagu)	ABRATEN	2	27	25
Angulus tenuis (Da costa) Tellina tenuis	ANGUTEN	17	23	24
Anomia ephipium L.	ANOMEPH	47	45	45
Cerastoderma edule (L.) Cardium edule	CERAEDU	8	1	2
Chamelea striatula (L.) Venus gallina L.	CHAMSTR	30	24	30
Chlamys varia (L.)	CHLAVAR	29	14	12
Corbula gibba (Olivi)	CORBGIB	9	13	14
Crassostrea gigas Thunberg	CRASGIG	42	11	13
Cultellus pellucidus (Pennant)	CULTPEL	59	52	52
Donax vittatus (Da Costa)	DONAVIT	44	47	51
Dosinia lupinus (Poli)	DOSILUP	45	42	42
Ensis siliqua L.	ENSISIL	49	20	18
Fabulina fabuloides (Monterasoco) Tellina fabula Gmellin	FABUFAB	26	38	39
Lucinoma borealis (L.)	LUCIBOR	41	36	40
Macoma balthica (L.)	MACOBAL	4	6	5
Mya arenaria L.	MYA.ARE	58	29	27
Myrtea spinifera (Montagu)	MYRTSPI	53	53	55
Mysella bidentata (Montagu)	MYSEBID	3	32	28
Mytilus edulis L.	MYTIEDU	10	2	1
Nucula turgida Leckenby & Marshall	NUCUTUR	5	12	10
Nucula nucleus (L.)	NUCUNUC	38	37	36
Pandora inaequivalvis (L.)	PANDINA	32	34	34
Pavicardium exiguum (Gmeling)	PAVIEXI	57	58	59
Pharus legumen (L.)	PHARLEG	37	17	11
Psammocola depressa (Pennant) Gari depressa Pennant	PSAMDEP	52	43	44
Psammophila magna (Da Costa) Lutraria magna Da Costa	PSAMMAG	60	59	60
Scrobicularia plana (Da Costa)	SCROPLA	7	8	8
Solen marginatus (Pennant)	SOLNMAR	23	5	3
Spisula ovalis (Sowerby)	SPISOVA	22	30	32
Spisula subtruncata (Da Costa)	SPISSUB	13	16	15
Sphaerocardium paucicostatum (Sowerby) Cardium paucicos.	SPHAPAU	31	19	17
Venerupis decussata (L.) Tapes decussatus	VENEDEC	27	9	9
Venerupis pullastra (Montagu) Tapes pullastra	VENEPUL	33	22	26
Venus verrucosa L.	VENUVER	34	18	20
Actaeon tornatilis (L.)	ACTATOR	39	57	56
Cylichna cylindracea (Pennant)	CYLCCYL	18	35	33
Haminea navicula (Da Costa)	HAMINAV	35	39	35
Odostomia sp.	ODOSSPI	56	60	58
Retusa truncatella (Brug.)	RETUTRU	15	41	41
Scaphander lignarius (L.)	SCAPLIG	43	51	47
Turbonilla elegantissima (Montagu)	TURBELE	20	49	50
Buccinum undatum L.	BUCCUND	46	26	21
Calyptrea chinensis (L.)	CALYCHI	48	55	54
Crepidula fornicata (L.)	CREPFOR	14	3	6
Epitonium clathrus (L.) Clathrus cla. (L.)	EPITCLA	40	48	48
Gibbula umbilicalis (L.)	GIBBUMB	54	44	43
Hinia incrassata (Ström) Nassa incrassata	HINIINC	24	28	29
Hinia reticulata (L.) Nassa reticulata	HINIRET	11	7	7
Hydrobia ulvae (Pennant)	HYDBULV	1	4	4
Littorina littorea (L.)	LITTLIT	28	25	31
Lunatia catena (Da Costa) Natica catena	LUNACAT	36	21	22
Ocenebra erinacea (L.)	OCENERI	51	46	49
Onoba vitrea (Montagu)	ONOBVIT	21	50	46
Patella vulgata L.	PATEVUL	55	54	53
Turritella communis Risso	TURRCOM	19	10	16
Dentalium inaequicostatum Dautz	DENTINA	12	15	19
Dentalium vulgare Da Costa	DENTVUL	25	33	38

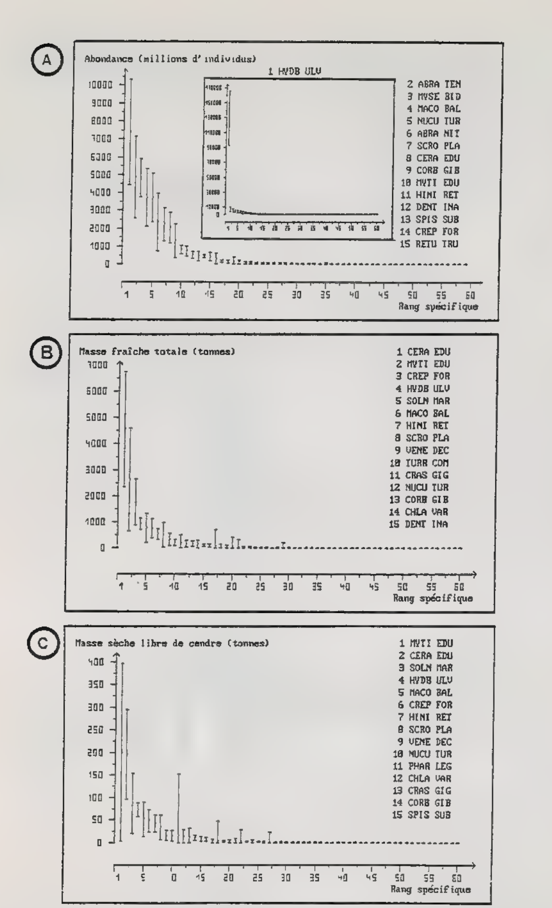


Figure 5 : Importance relative des 60 espèces de mollusques pour l'estimation des abondance et biomasse, l'intervalle de confiance à 95 % est figuré.

Ainsi, *Hydrobia ulvae* semble à l'échelle du bassin l'espèce la plus abondante (figure 5A) soit 130 ± 40 milliards d'individus, c'est-à-dire 3 à 4 fois plus que l'ensemble des autres espèces réunies. Viennent ensuite de petites espèces telles les *Abra tenuis* (7 000 ± 3 000 millions), *Mysella bidentata* (4 800 ± 1 000 millions), *Abra nitida, Nucula turgida*, puis des espèces plus grandes *Macoma balthica, Cerastoderma edule* et *Scrobicularia plana*.

En biomasse l'ordination des espèces se modifie, les rangs spécifiques étant pratiquement indépendants de son mode d'expression : masse fraîche totale (figure 5B) ou masse de tissu sec libre de cendre (figure 5C). Les principales espèces sont pour les suspensivores *Cerastoderma edule* (4 500 ± 2 200 tonnes fraîches), (200 ± 100 tonnes sèches), puis *Mytilus edulis* (2 600 ± 2 000 t. frais), (200 ± 200 t. sec), *Crepidula fornicata* (1 800 ± 900 t. frais), (50 ± 25 t. sec), et *Solen marginatus* (800 ± 600 t. frais), (90 ± 70 t. sec), pour les mixtes suspensivores déposivores *Macoma balthica* (800 ± 400 t. frais), (55 ± 40 t. sec), pour les déposivores *Hydrobia ulvae* (940 ± 220 t. frais), (70 ± 15 t. sec) et pour les carnivores *Hinia reticulata* (560 ± 210 t. frais), (45 ± 20 t. sec).

L'ampleur des intervalles de confiance à 95 % par exemple pour les abondances doit être notée, ce qui induit pour certaines espèces une estimation allant du simple au double parfois au quadruple (il faut rappeler que l'échantillonnage réalisé a été conçu de manière à obtenir le maximum de précision non pas spécifiquement, mais pour l'estimation de la biomasse totale des mollusques non-cultivés). Un cas particulier se présente : le très fort intervalle de confiance de l'espèce *Pharus legumen*, suspensivore sans aucun doute mal échantillonné.

CONCLUSION

Alors que l'échantillonnage stratifié *sensu stricto* est largement utilisé en dynamique des populations exploitées (Grosslein et Laurec (1982) en donnent des exemples), son emploi en écologie marine benthique reste peu courant. Plante et Le Loeuff (1983) citent pourtant quelques travaux qui, tout en empruntant une démarche de stratification, n'exploitent pas au sens statistique, les capacités réelles de ce type d'échantillonage à estimer des stocks avec recherche d'un certain niveau de précision.

En revanche Jansson et Kautsky (1977) ou Cuff et Coleman (1979), l'ont utilisé dans ce sens et soulèvent comme Laurec *et al.* (1983), les problèmes de précision des estimations. Les fortes variances sont liées à des phénomènes de microrépartition ou d'aggrégation : Reys (1971), Rosenberg (1974) ou Downing (1977) ont montré que la plupart des espèces macrobenthiques présentent ces phénomènes d'aggrégation. L'augmentation du nombre de prélèvements est alors une source de gain en précision. Les phénomènes de biais interviennent aussi dans la mesure où les engins de prélèvement ne sont pas totalement efficaces : maille de tamisage et benne Smith Mc-Intyre dont la profondeur de pénétration avoisine les 10 cm (Massé, 1970 ; Rosenberg, 1974), et varie selon les types sédimentaires (Dauvin, 1984). La sélectivité de cette benne n'est en fait pas connue dans l'absolu même si

Massé (1970) et Massé *et al.* (1977) l'ont comparée à une suceuse hydraulique. En particulier il est parfois nécessaire de descendre à 60 cm de profondeur pour capturer certains genres tels *Lutraria* ou *Solen* (*in* Massé, 1970), alors que Rosenberg (1974) ou Clavier (1984) indiquent que la quasi-totalité des biomasses en mollusques macrobenthiques de substrats meubles envasés est recensée dans les 8 ou 10 premiers centimètres du sédiment.

Bien que la majorité des substrats meubles du bassin de Marennes-Oléron relève des types vase pure, vase sableuse ou sable fin envasé, il ne faut pas perdre de vue que les résultats quantitatifs ici présentés sont uniquement relatifs aux engins de prélèvement utilisés. En d'autres termes Laurec *et al.* (1983) notent : "l'inférence entre l'échantillon obtenu et la population cible est pratiquement impossible".

Ainsi dans le bassin de Marennes-Oléron, l'ensemble des mollusques benthiques non-cultivés de substrats meubles représenterait au printemps 1984, 14 000 ± 3 000 tonnes de biomasse fraîche totale alcoolisée ; soit moins de 21 % du tonnage ostréicole en élevage.

Les 370 stations effectuées, chacune de 0,2 m^2, forment un échantillon représentatif issu de la population statistique de 180,44 km^2 ; il s'ensuit que le rapport entre la surface de la zone étudiée et la surface cumulée de cet échantillon (370 x 0,20 m^2), autrement dit le facteur d'extrapolation (égal à l'inverse du taux d'échantillonnage) atteint 2,4 millions ; la précision de 21 à 27 % qui en découle peut alors sembler satisfaisante pour un si faible niveau du taux d'échantillonnage.

Ceci revient à dire que le choix et l'emploi d'un échantillonnage aléatoire stratifié précédé d'une étude pilote permettant d'allouer de façon optimale l'effort d'échantillonnage au sein des strates s'avère relativement adéquat pour répondre de manière assez précise (25 %) au problème d'estimation des stocks de mollusques non-cultivés du bassin de Marennes-Oléron tout en ayant un nombre d'échantillons (370) assez restreint.

Géographiquement et en distinguant le type d'occupation du sol, la zone intertidale en dehors de toute culture (vasière de l'est, côte d'Oléron et estrans du sud) regroupe près de 85 % de l'abondance totale, la vasière intertidale de l'est en représentant déjà plus de 55 %. De même en biomasse, cette zone intertidale hors culture contient de l'ordre de 70 % de la biomasse globale du bassin, que cette biomasse soit exprimée en masse fraîche totale alcoolisée ou en masse de tissu sec libre de cendre.

Ainsi selon ces deux critères de biomasse et d'abondance, se révèle une opposition entre d'une part, la zone intertidale très riche numériquement (due à *Hydrobia ulvae*, *Abra tenuis*, *Mysella bidentata* et *Macoma balthica*) et lieu des fortes biomasses (dues à *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Hydrobia ulvae*) et d'autre part, une zone subtidale plus pauvre, en distinguant la partie nord du bassin sous influence marine (*Nucula turgida*, *Abra nitida* et *Solen marginatus*) et les deux zones sous influence fluviale directe : à l'est par la Charente et au sud-est par la Seudre.

Il apparait de fait une très nette prédominance numérique des mollusques déposivores (*Hydrobia ulvae* et *Abra tenuis*), alors que pondéralement, les mollusques suspensivores (*Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus*) auxquels s'ajoutent les stocks d'huîtres en élevage, sont prépondérants.

La question posée au préalable à cette étude trouve alors une réponse : les stocks de mollusques compétiteurs, sans aborder l'influence des autres taxons compétiteurs trophiques (annélides ou crustacés), ne semblent maintenant plus négligeables vis-à-vis des stocks ostréicoles et mytilicoles en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. Cependant l'impact réel des compétiteurs trophiques des huîtres cultivées *Crassostrea gigas* reste à définir et à quantifier en termes de consommation de nourriture et de flux énergétiques à l'échelle de cet écosystème charentais.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier M. Héral et J.M. Deslous-Paoli pour leurs avis et conseils lors de l'élaboration de cette étude ainsi que P. Goulletquer et C. Bacher. Il remercie aussi V. Mouret, J.P. Rince, B. Masson pour l'efficacité de leur travail au laboratoire, S. Taillade pour le soin apporté à la dactylographie du manuscrit, ainsi que M. et R. Bertrand lors de la conduite des opérations à la mer à bord de "l'Epervier".

BIBLIOGRAPHIE

BACHER C., 1984. Echantillonnage du stock d'huîtres du bassin de Marennes-Oléron, Rapport D.E.A., Université Paris VII : 38 p.

BACHER C., BAUD J.P., BODOY A., DESLOUS-PAOLI J.M., DRENO J.P., HERAL M., MAURER D., et PROU J., 1986. A methodology for the stocks assessments of cultivated oysters along the French Atlantic coasts. *CIEM, CM 1986/K* : 36 p.

BAUDOIN R., 1949. Observation sur les dépôts alvéolaires de sables marins dans la région de Ronce-Les-Bains (Charente-Maritime). *Bull. Soc. Géol. Fr.* 5 (19) : 189-194.

CALLAME B., 1961. Contribution à l'étude du milieu meuble intertidal des côtes charentaises. Travaux du C.R.E.O., 6 (1, 2, 3) : 1-113.

CHASSE C. et GLEMAREC M., 1976 a. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *J. Rech. Océanogr.* (1) 3 : 1-18.

CHASSE C. et GLEMAREC M., 1976 b. Atlas des fonds meubles du plateau continental du golfe de Gascogne. Cartes sédimentaires. *I.C.A.* Brest : 10 p.

CHASSE C., GLEMAREC M., GUILLOU J. et HILY C., 1978. Répartition des biomasses de la macrofaune endogée des sédiments meubles du golfe de Gascogne (nord et centre). *J. Rech. Océanogr.* (4), 3 : 3-9.

CLAVIER J., 1984. Distribution verticale de la macrofaune benthique dans un sédiment fin non-exondable. *Cah. Biol. Mar.* (25) : 141-152.

COCHRAN W.G., 1977. Sampling techniques. New-York, Wiley & Sons ed., 3rd edition : 422 p.

CUFF W. et COLEMAN N., 1979. Optimal survey design : lessons from a stratified random sample of macrobenthos. *J. Fish. Res. Board. Can.* 36 (4) : 351-361.

DESLOUS-PAOLI J.M., POPULUS J., L'HERROUX M. et BRUSSIEUX M., 1985. Estimation des stocks conchylicoles par télédétection : résultats et perspectives. 4ème colloque scientifique interdisciplinaire Franco-Japonais d'océanographie. Marseille 16-21 septembre 1985 : 8 p.

DAUVIN J.C., 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse Doctorat d'Etat, Science Nat., Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI, vol 1 et 2, 846 p.

DOWNING J.A., 1979. Aggregation, transformation and the design of benthos sampling programs. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 36 : 1454-1463.

FAURE G., 1969. Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte charentaise. *Téthys*, 1 (3) : 751-778.

FRETTER V. et GRAHAM A., 1976-1982. The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark, Part 1 to Part 7. Supplement 6-11. *J. Mol. Stud.* : 1-434.

GLEMAREC M., 1964. Le genre *Abra* sur les côtes atlantiques de Bretagne : systématique et écologie. *Jour. Conchyliologie* (104) : 15 p.

GLEMAREC M., 1968. Distinction de deux *Mactridae* des côtes atlantiques européennes : *Spisula solida* (Linné) et *Spisula ovalis* (Sowerby). *Cah. Biol. Marine*, 4 : 167-174.

GRANIER J. et PENEZ A., 1984. Catalogue des mollusques marins et saumâtres observés, récoltés ou signalés sur le littoral de la Camargue et de la partie orientale du golfe d'Aigues-Mortes. *Bull. Soc. Et. Sci. Nat. Vaucluse* : 51-164.

GROSSLEIN M.D. et LAUREC A., 1982. Etude par chalutage démersal. Planification, conduite des opérations et analyse des résultats. *C.E.C.A.F.* Rome n°81/32 : 25 p.

HERAL M., 1986. L'ostréiculture française traditionnelle. In Aquaculture. Lavoisier ed., Paris : 345-390.

HERAL M., BERTHOME J.P., RAZET D. et GARNIER J., 1978. Etude hydrologique du bassin de Marennes-Oléron. Un exemple : la sécheresse de l'été 1976. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 42 (4) : 269-290.

HILY C., 1976. Ecologie benthique des pertuis charentais. Thèse Doctorat 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest : 236 p.

JANSSON A.M. et KAUTSKY N., 1977. Quantitative survey of hard bottom communities in a baltic archipelago. In : *Biology of Benthic organisms.* 11th E.S.M.B. Galway, october 1976 : Pergamon Press, London : 359-366.

LAUREC A., LE GUEN J.C. et FRONTIER S., 1983. Collecte de l'information pour une gestion rationnelle des stocks halieutiques. In Stratégies d'échantillonnage en écologie. Frontier S., 1983. Masson & Pull ed., Paris-Québec : 385-415.

MASSE H., 1970. La suceuse hydraulique, bilan de quatre années d'emploi, sa manipulation ses avantages et inconvénients. Peuplements benthiques. *Téthys*, 2 (2) : 547-556.

MASSE H. et LAGARDERE J.P., 1981. Recherches écologiques sur un écosystème estuarien à vocation aquicole, le bassin de Marennes-Oléron. Rapport CNEXO n° 81/2503 : 42-142.

MASSE H., PLANTE R. et REYS J.P., 1977. Etude comparative de l'efficacité de deux bennes et d'une suceuse en fonction de la nature du fond. *In : Biology of benthic organisms.* 11th E.S.M.B. Galway, october 1976. Pergamon press, London : 433-441.

PLANTE R. et LE LOEUFF P., 1983. Le benthos marin et les stratégies d'échantillonnage. In Stratégies d'échantillonnage en écologie. Frontier S., 1983. Masson & Pull ed., Paris-Québec : 325-340.

REYS J.P., 1971. Analyse statistique de la microdistribution des espèces benthiques de la région de Marseille. *Téthys*, 3 (2) : 381-403.

ROSENBERG R., 1974. Spatial dispersion of an estuarine benthic faunal community. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 15 : 69-80.

SAURIAU P.G., 1986. Echantillonnage des populations naturelles de mollusques compétiteurs trophiques des huîtres cultivées *Crassostrea gigas* du bassin de Marennes-Oléron : aspects méthodologiques. *CIEM, CM 1986/K* : 30, 21 p.

SCHERRER B., 1983. Techniques de sondage en écologie. In Stratégies d'échantillonnage en écologie. Frontier S., 1983. Masson & Pull ed., Paris-Québec : 63-162.

SORNIN J.M., FEUILLET M., HERAL M. et DESLOUS-PAOLI J.M., 1983. Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. Moll. Stud.* suppt. 12a : 185-197.

TEBBLE N., 1966. British bivalve seashells. A handbook for identification. The British Museum (Natural history). London : 212 p.

HALIOTIS, 16 (1987) : 543 - 553

REPRODUCTION DES FEMELLES DE *GLYCYMERIS GLYCYMERIS* (L.) DANS LE GOLFE NORMANO-BRETON

par

Catherine MORVAN

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences - 29287 BREST CEDEX (FRANCE)

ABSTRACT : REPRODUCTION OF *GLYCYMERIS GLYCYMERIS* (L.) FEMALE FROM THE ENGLISH CHANNEL.

Gametogenesis of *Glycymeris glycymeris* (L.) from the English Channel has been studied during two successive years. The reproductive cycle has been established by following the macroscopic aspect of the gonad, the physiological condition index of the individuals and from a quantitative stereological method. This alternate hermaphrodite remains fully mature all year round in the studied area. The ovogenetic processes are synchronous within the gonad. The temperature does not seem to influence the evolution of this process. The fecundity evaluated from each length class, shows that the individuals greater than 40 mm participate actively in the stock maintenance.

Key words : *Glycymeris glycymeris* - Quantitative stereology - Image analysis - Reproductive cycle - English Channel.

RESUME :

Un suivi sur deux années consécutives de la gamétogenèse de *Glycymeris glycymeris* (L.) dans le golfe normano-breton a permis d'établir le cycle de reproduction, à l'aide des variations de l'état de la gonade : aspect macroscopique, indice de condition physiologique, ainsi qu'à l'aide de l'application d'une technique de stéréologie quantitative sur coupes histologiques. Cet hermaphrodite successif est mature toute l'année. Les processus ovogénétiques sont asynchrones parmi les individus de la population étudiée, et parfois même à l'intérieur de la gonade. Les phénomènes de maturation ne sont pas liés à un seuil thermique. Seuls les individus de taille supérieure à 40 mm participent activement à la fécondité du stock.

Mots clés : *Glycymeris glycymeris* - Stéréologie quantitative - Analyse d'image - Cycle de reproduction - Golfe normano-breton.

INTRODUCTION

L'Amande de mer *Glycymeris glycymeris* (L.) est présente sur toute la côte européenne, de la Norvège au Maroc (Teeble, 1976), ainsi qu'en Méditerranée (Peres et Picard, 1964), depuis l'intertidal jusqu'à la profondeur maximale de 73 m (Teeble, 1976).

Cette espèce est constante dans les sables gravellicoles propres à fort hydrodynamisme (Cabioch, 1968 ; Retiere, 1979).

La pression exercée par la pêche sur l'amande de mer reste encore complémentaire de celle exercée sur la praire dans le golfe normano-breton (Blanchard et Chardy, 1983), mais son exploitation est envisagée.

Il apparaît donc nécessaire de connaître les processus de reproduction et la fécondité de l'espèce. En effet, les études ayant trait à la sexualité de *G. glycymeris* ne sont qu'au nombre de deux : les travaux de Lacaze-Duthiers (1854) qui établissait un gonochorisme dans cette espèce, et ceux de Lucas (1964, 1965), qui a montré un hermaphrodisme juvénile

suivi d'un hermaphrodisme successif protandrique de faible ampleur chez l'adulte, et a établi son cycle de reproduction en rade de Brest. Les individus étudiés sont considérés dans ce travail soit comme mâle, soit comme femelle, aucun stade de transition n'ayant été observé. Seuls les résultats obtenus sur la connaissance des processus de maturation annuels chez les femelles sont discutés. L'accent sera mis sur l'apport d'une technique de stéréologie quantitative, couplée à l'utilisation d'un analyseur d'image.

MATERIEL et METHODES

1. Echantillonnage

Des dragages dans le golfe normano-breton (fig. 1) pendant 19 mois successifs (avril 1984 - octobre 1985) ont permis la récolte de 3 759 individus. La température in situ a été enregistrée en continu par immersion d'une sonde Aandera, d'avril à juin 1984 et de mars à octobre 1985. Entre temps, elle était relevée ponctuellement.

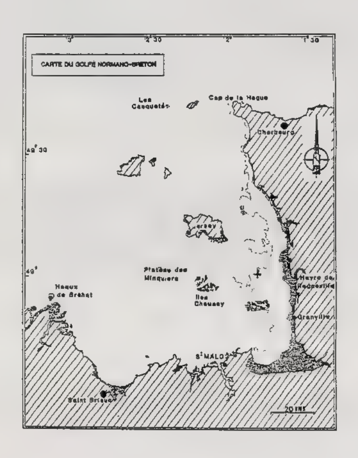


Figure 1 : Carte du golfe normano-breton et localisation du point d'échantillonnage (+).

Après classement des individus sacrifiés suivant l'aspect macroscopique de la gonade (échelle pratique de Lucas, 1965), un sous-échantillon de gonade de 20 femelles est fixé dans du Bouin aqueux, en vue d'une observation histologique classique, ainsi que d'une étude de stéréologie quantitative.

Toutes les femelles sont ensuite pesées (coquilles et masses viscérales séparées), séchées en étuve à 60°C pendant 48 h et repesées. Les coquilles sont mesurées selon leur plus

grand diamètre antéro-postérieur ou longueur. L'état physiologique des individus tout au long de l'année est traduit par la moyenne du rapport du poids des chairs séchées sur le poids sec total.

Quant à la fécondité, elle est mise en évidence à l'aide des variations pondérales négatives des parties molles séchées, par classes de taille de la coquille et par prélèvement.

L'analyse histologique a été faite sur le matériel fixé : coupes de 5 µm dans le mélange paraffine : PSF (90 : 10) et coloration au trichrome de Masson.

. Stéréologie quantitative

L'étude stéréologique quantitative à l'aide d'un analyseur d'image Optomax PS2 permet la mesure systématique des ovocytes dans la gonade, et le suivi de l'évolution de leurs diamètres moyens durant le cycle sexuel. Les principes de la stéréologie sont les suivants : toute structure à n dimensions contenue dans le tissu original se transforme sur coupe en une structure à n-1 dimensions (Weibel et al., 1966) ; soit pour un ovocyte, la conversion du volume en surface, celle-ci restant directement proportionnelle au volume occupé par l'ovocyte dans la gonade (Delesse, 1847 ; Sorby, 1856).

Trois hypothèses sont nécessaires au départ :

- les ovocytes dans le tissu gonadique sont répartis de façon aléatoire ;
- les ovocytes sont assimilés à une population de sphères de diamètres variables ;
- l'épaisseur des coupes est considérée comme nulle ; l'effet d'Holmes (1927) qui tend à augmenter la surface occupée par un profil, par vision en transparence, est alors négligé. En général, il est compensé par le manque de contraste (Williams, 1981).

La section de la population d'ovocytes dans la gonade donne une population de profils estimés circulaires, d'un diamètre variant d'un maximum D, pour une coupe passant par le plan central, à une valeur avoisinant zéro, pour les plans tangentiels. Williams (1981) a calculé que 86,6 % des profils ainsi mesurés ont un diamètre compris entre 0,5 D et D (fig. 2). Une correction est nécessaire pour transformer les profils mesurés en diamètre vrais d'ovocytes : correction non paramétrique de Saltikov (1958) in Williams (1981).

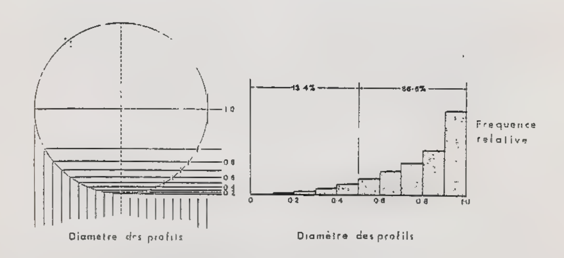


Figure 2 : Fréquence des diamètres des profils provenant de la section des sphères, selon des plans pris au hasard (d'après Williams, 1981).

Le nombre de mesures d'ovocytes par individu, nécessaire afin de minimiser les erreurs statistiques, varie entre 100 et 300, selon le degré de synchronisation de la maturation des ovocytes dans la gonade. Les champs sont choisis au hasard, et tous les profils visibles, mesurés, pour réduire le biais sur les plus petites classes de taille.

Une section au hasard dans une population mixte de sphères comprenant deux tailles, donnera une sélection des fréquences des profils, dépendant du taux de mélange des deux tailles. La distribution des fréquences des profils aura alors une forme particulière, caractéristique de la distribution des fréquences de taille dans la distribution parentale.

Le diamètre moyen de la sphère dans une population comprenant plusieurs classes de tailles est calculé à l'aide de la formule de Fullman (1953, in Williams, 1981) :

$$D = \frac{\pi}{2} \times \frac{N}{\frac{n_1}{d_1} \frac{n_2}{d_2} + \ldots + \frac{n_h}{d_h}}$$

ou D = diamètre moyen des ovocytes dans une gonade

N = nombre total des profils mesurés

n = nombre de mesures dans une classe de taille donnée

d = diamètre moyen de la classe de taille

h = nombre de classe de taille

RESULTATS

. Variations saisonnières de l'état de la gonade

La gonade de l'amande de mer est brun rougeâtre chez la femelle, blanchâtre chez le mâle.

La maturité sexuelle s'étale sur l'année (stade C, fig. 3), avec un fléchissement hivernal marqué (octobre à mars), et un autre plus léger au printemps : juin 1984 et mai 1985. Le maximum de maturité, plus ample, est retardé d'un mois en 1985.

Deux périodes de ponte ont été observées en 1984 : la première printanière (mai), la seconde plus accentuée en août. En 1985, l'époque d'émission des gamètes n'a pas été très nette. Les individus au repos sexuel (stade A) ne représentent que 5 % environ de la population, la phase de régénération ovocytaire (stade B) étant la plus importante.

Un minimum thermique a été enregistré en février 1985 (5°5C, soit deux degrés de moins qu'en 1984). L'ovogenèse chez l'amande de mer ne semble pas liée à un seuil thermique dans le golfe normano-breton.

L'aspect histologique des gonades varie peu sur l'année. Les tubules gonadiques se développent entre les faisceaux de fibres musculaires. Les générations de gamètes se succèdent toute l'année par vagues successives, imbriquées les unes dans les autres ; ceci explique le faible pourcentage d'individus au repos sexuel. Les ovocytes matûres, ovales, sont entourés d'un gangue muqueuse et ont une taille moyenne de 160-180 um.

Des emplacements ovocytaires, résultant d'une ponte partielle sont apparus en mai et juillet 1984. Le phénomène ne s'est pas reproduit l'année suivante.

Les atrésies ovocytaires, chez l'amande de mer, sont très développées. Des ovocytes en cours de lyse sont présents à tous moments de l'année , en proportions variables, et feront l'objet d'une étude ultérieure. Durant la lyse, le matériel cytoplasmique est expulsé des ovocytes vitellogéniques et se concentre dans la lumière des acini.

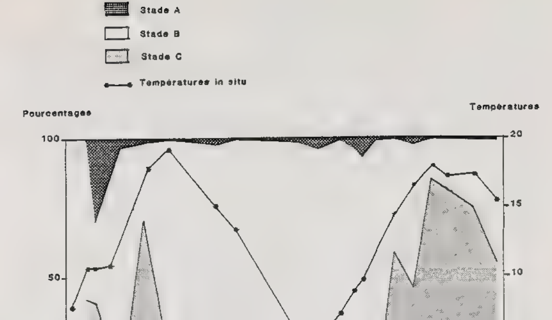


Figure 3 : Variations saisonnières de l'état macroscopique de la gonade femelle chez *Glycymeris glycymeris*. Courbe de températures relevées près du fond.

. Indice de condition

Les parties molles chez l'amande de mer ne représentent que 5 à 7 % du poids total sec, compte tenu du poids élevé de la coquille (fig. 4). En conséquence, les variations saisonnières de cet indice sont très faibles.

Une seule perte de poids bien nette est visible, fin mai-début juin 1984.

En 1984 l'indice maximum se situe en août ; il décroit ensuite progressivement jusqu'au palier hivernal. En 1985, par contre, le rapport croit jusqu'en octobre, où il est maximum (6,75 %).

. Stéréologie quantitative

Les méthodes stéréologiques n'ont été appliquées que sur un petit nombre d'échantillons. Quatre prélèvements successifs ont été analysés : mars, début et fin avril, mai 1985.

La correction statistique de Saltikov réévalue les effectifs des grandes classes de taille (tableau I), et accentue deux cohortes bien disjointes (fig. 5). Les ovocytes de cet individu prélevé fin avril ont un diamètre maximal de 165 - 180 µm, caractéristique de l'état de maturité.

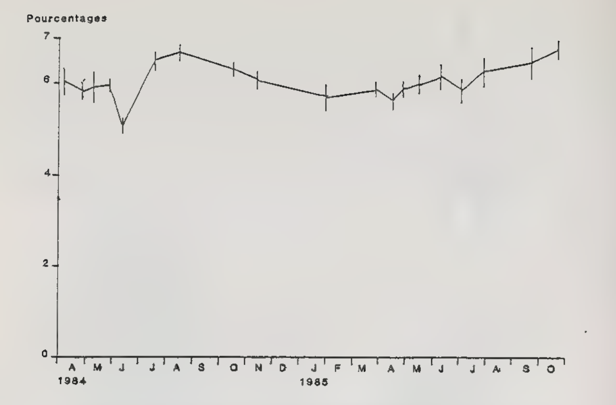


Figure 4 : Indice physiologique de condition : moyenne par prélèvement du rapport du poids des chairs séchées sur le poids de la coquille séchée.

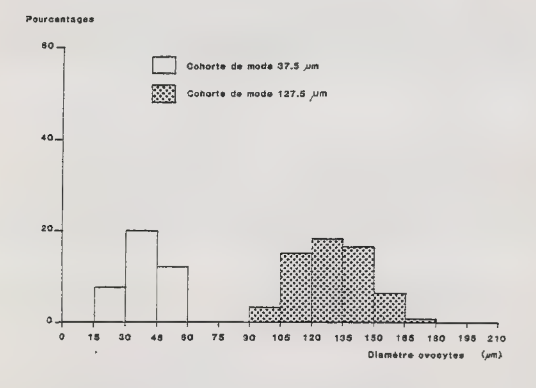


Figure 5 : Distribution des histogrammes des fréquences des diamètres vrais calculés des ovocytes dans la gonade d'un individu prélevé en avril 1985.

CLASSES TAILLES (µm)	NOMBRE	FREQUENCE PROFILS	FREQUENCE DIAMETRES
0 15	0	0	0
15 30	10	5,9	7,5
30 45	18	10,6	19,8
45 60	14	8,2	12,1
60 75	6	3,5	0
75 90	12	7,1	0
90 105	19	11,2	3,3
105 120	30	17,6	15,2
120 135	29	17,1	18,4
135 150	22	12,9	16,5
150 165	8	4,7	6,4
165 180	1	0,6	0,8

Tableau I : Fréquence par classe de taille de 15 µm des profils mesurés et des diamètres calculés des ovocytes dans la gonade. Individu prélevé en avril 1985.

La fréquence nulle de la plus petite classe de taille (0-15 µm) résulte du biais exercé sur la mesure des surfaces des ovogonies à l'aide de l'analyseur d'image, malgré la systématisation de la méthode ; en effet, compte tenu de la taille des ovocytes matures, les ovogonies fixées aux parois des acini sont difficilement détectables.

Le diamètre moyen des ovocytes par échantillon est reporté dans le tableau II. La comparaison des résultats deux à deux (test non paramétrique de Fischer) indique que seules les populations de fin avril et mai sont significativement différentes ($P < 0,05$). Les trois autres (mars, début et fin avril) sont considérées comme identiques statistiquement.

STADE	MARS	DEBUT AVRIL	FIN AVRIL	MAI
A		97		
B	116 130 118 101 71	101 122	117 106	70 75 102 113
C	101	101 108	114 155	82 82

Tableau II : Diamètre moyen des ovocytes (en µm) pour les prélèvements de mars à mai 1985, calculé selon la méthode de Williams (1981). A, B et C correspondent aux stades de maturité sexuelle (Lucas, 1965).

Dans le prélèvement du mois de mai, deux sous-populations de gonades au stade B sont discernables : diamètres ovocytaires de 70 µm et 110 µm environ. Classées toutes les deux dans le même stade macroscopique, elles n'apparaissent pas homogènes dans l'étude microscopique.

Enfin, les deux individus classés en stade C ont de très faibles valeurs de diamètres moyens ovocytaires, et sont plus certainement en phase de restauration.

. Fécondité par classe de taille

Les pertes de poids sommées (fig. 6) résultent soit d'un amaigrissement somatique hivernal, soit d'une perte par émission des produits génitaux.

Les individus de taille inférieure à 40 mm ne contribuent que faiblement à la fécondité totale.

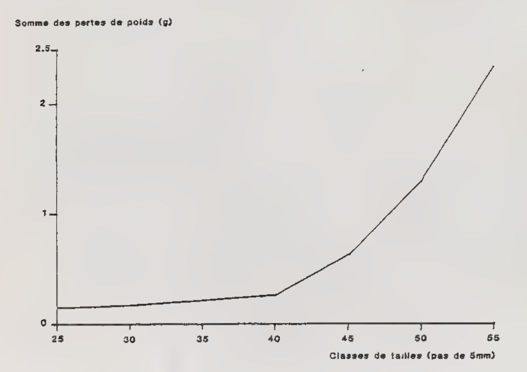


Figure 6 : Evolution des sommes des pertes de poids sur l'ensemble des prélèvements par classe de taille de la coquille de 5 mm.

DISCUSSION

L'étude des phénomènes de reproduction chez l'amande de mer, à l'aide des méthodes d'histologie classique, apporte des renseignements d'ordre général :

- la maturation, étalée sur l'année comme en rade de Brest (Lucas, 1965), est asynchrone parmi les individus de la population ;
- deux pontes l'une printanière, l'autre estivale, ont pu être mises en évidence en 1984 ; mais les maturations imbriquées les unes dans les autres et la croissance somatique masquent les émissions en 1985 ;
- la restauration du potentiel reproducteur semble être la phase la plus importante, tandis que pour la population brestoise, plus de la moitié des individus sont au stade C (Lucas, 1965) ;
- l'amande de mer a une coquille particulièrement développée puisqu'elle représente 16 fois le poids des tissus, en matières sèches.

Ces résultats ont pu être affinés par les techniques d'analyses stéréologiques quantitatives. La mise au point sur *Pecten maximus* (Paulet, com. pers.) et sur *Tapes rhomboïdes* (Morvan, 1986) s'est précisée dans ce travail.

Les deux cohortes bien disjointes, matérialisées sur la figure 5, sont l'expression statistique des deux groupes d'ovocytes présents dans la gonade simultanément, concrétisant l'existence d'une maturation asynchrone intra-individuelle.

La diminution de la taille moyenne des ovocytes dans le prélèvement de mai est la conséquence d'une ponte, bien qu'il n'y ait pas eu corrélativement de perte pondérale. Inversement, la faible décroissance de l'indice de condition (fig. 4) entre les prélèvements de mars et début avril n'est pas liée à une diminution du diamètre moyen des ovocytes. Une ponte a donc eu lieu entre la fin du mois d'avril et mai, qui n'avait pas été mise en évidence par les méthodes classiques précédentes.

L'échelle macroscopique, permettant de classer rapidement les individus en trois catégories, s'avère peu précise dans le cas de l'amande de mer. Les apparences macroscopiques de la gonade ne traduisent qu'imparfaitement les phénomènes existant réellement au niveau histologique ; ceci résulte d'une part de la ramification des tubules gonadiques dans la masse viscérale et musculeuse et d'autre part des processus de maturation et de rematuration asynchrones dans la population et même à l'intérieur d'un individu.

Cette non-synchronisation inter-individuelle serait due à des vitesses de restauration des gonades, variables selon les individus (Lubet et Choquet, 1971).

Comme pour *Glycymeris glycymeris*, Brousseau (1978) sur *Mya arenaria*, espèce maturant toute l'année également, met en évidence plusieurs pontes. Ce type de reproduction correspondrait à une émission multiple des mêmes individus sur l'année, plutôt qu'à une reproduction asynchrone des individus de la population.

Il semblerait que chez *Glycymeris glycymeris*, les émissions soient regroupées au printemps et en été, mais que la formation de gamètes libres matures ait lieu toute l'année, décalée selon les individus et sans pour autant donner lieu à des pontes. Ceci expliquerait les forts taux d'atrésie et de lyses ovocytaires notés au niveau histologique.

De nombreux auteurs notent l'influence de la température sur l'apparition et l'évolution de la gamétogénèse des Bivalves marins (Calabrese, 1970 ; Lubet et Choquet, 1971 ; Glémarec et Bouron, 1978 ; Brousseau, 1982). Chez *G. glycymeris*, cette relation n'apparaît pas clairement. Les basses températures hivernales ont provoqué un retard d'un mois dans l'établissement de la maturité maximale. Brousseau (1978) note également qu'une baisse de deux degrés dans les températures hivernales, sur deux années consécutives, retarde d'un mois l'apparition de la gamétogénèse. Dans le cas de *Mytilus edulis*, de très basses températures peuvent ralentir la gamétogénèse sans l'arrêter (Lubet, 1980-1981). Pour cet auteur, il semblerait que les espèces à cycle étalé sur l'année soit plus dépendantes d'un rythme interne que de l'action synchronisante de la température sur le cycle sexuel.

L'influence relative de la température sur la reproduction des espèces à cycle long a été bien montrée sur *Mytilus edulis*, par Lubet (1981) : le facteur primordial semble être la position latitudinale de la population étudiée dans l'aire de répartition de l'espèce.

Selon Ménesguen et Dreves (sous presse), les anomalies thermiques hivernales négatives, par rapport à une moyenne établie sur 20 ans, créent un stress thermique.

Une fois le déficit comblé, la production des gamètes redémarrerait, en conservant le retard accumulé.

La fécondité des individus par classes de tailles de 5 mm est inversement proportionnelle à l'augmentation de la biomasse individuelle (Blanchard et Chardy, 1983). La taille de 40 mm, soit un âge de 11 ans environ, semble être le seuil d'inversion du phénomène.

CONCLUSION

Malgré une maturité sexuelle annuelle, l'émission des gamètes, chez *Glycymeris glycymeris*, a lieu préférentiellement au printemps et en fin d'été. Les ovocytes élaborés entre temps, sont lysés dans la gonade.

L'amplitude des phénomènes de maturation printaniers et estivaux pourrait être corrélée aux anomalies thermiques hivernales enregistrées in situ et comparées à une moyenne établie sur 20 ans.

Les techniques stéréologiques, liées à l'utilisation d'un analyseur d'images, augmentent les capacités d'analyses microscopiques en introduisant un aspect quantitatif systématique. L'analyse statistique qui en découle permet une meilleure compréhension des phénomènes de reproduction.

BIBLIOGRAPHIE

BLANCHARD, M. et CHARDY, P., 1983. Les Bivalves. In : Etude écologique du site Cotentin Centre. Chap. III - Rapport C.N.E.X.O. Contrat EDF, 1982 : 50 p.

BROUSSEAU, D.J., 1978. Spawning cycle, fecundity and recruitment in a population of soft-shell clam, *Mya arenaria*, from Cape Ann, Massachusetts. Fish. Bull., 76(1) : 155-166.

BROUSSEAU, D.J., 1982. Gametogenesis and spawning in a population *Geukensia demissa* (Pelecypoda : Mytilidae) from Wesport, Connecticut. The Veliger, 24(3) : 247-251.

CABIOCH, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Cah. Biol. Mar., 9 (5 suppl.) : 1-721.

CALABRESE, A., 1970. Reproductive cycle of the coot clam, *Mulinia lateralis* (Say), in Long Island sound. The Veliger, 12(3) : 265-269.

DELESSE, A., 1847. Procédé mécanique pour déterminer la composition des roches. C.R. Acad. Sci. (Paris), 25 : 544.

GLEMAREC, M. et BOURON, D., 1978. Evolution de la maturité sexuelle chez six espèces de Bivalves des Glénans. Haliotis, 9(1) : 45-48.

HOLMES, A.H., 1927. Petrographic methods and calculations. Murby, London.

LUBET, P. et CHOQUET, C., 1971. Cycles et rythmes sexuels chez les Mollusques Bivalves et Gastéropodes. Influence du milieu et étude expérimentale. Haliotis, 1(2) : 129-149.

LUBET, P.E., 1980-1981. Influence des facteurs externes sur la reproduction des Lamellibranches. Oceanis, 6(5) : 469-489.

LUBET, P.E., 1981. Action de la température sur le cycle de reproduction des Lamellibranches. Bull. Soc. Zool., France, 106(3) : 283-292.

LUCAS, A., 1964. Mise en évidence de l'hermaphrodisme successif de *Glycymeris glycymeris* L. par l'analyse des pourcentages sexuels. C.R. Acad. Sci. (Paris), 258 : 5742-5744.

LUCAS, A., 1965. Recherche sur la sexualité des Mollusques Bivalves. Bull. Biol. Fr. Belg., 99 : 115-247.

MENESGUEN, A. et DREVES, L. - Sea temperature anomalies and population dynamics variations : effects on growth and density of three bivalves species. Sous presse in Mar. Ecol. Progress Series.

MORVAN, C., 1986. Sexualité de quatre Mollusques Bivalves dans le golfe normano-breton. Rapport Contrat IFREMER/UBO, n° 85.243-4007 : 27 p.

PERES, J.M. et PICARD, J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. Bull. Stat. Mar. Endoume, 31(47) : 1-243.

RETIERE, C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton. Thèse d'Etat, Rennes : 370 p.

SORBY, H., 1856. On slaty cleavage as exhibited in the Devonian Limestones of Devonshire. Phil. Mag., 11 : 20 p.

TEEBLE, N., 1976. British shells bivalves. British Museum Natural History, London : 212 p.

WEIBEL, E.R., KISTLER, G.S. et SHERLE, W.F., 1966. Practical stereological methods for morphometric cytology. J. of Cell. Biol., 30 : 23-28.

WILLIAMS, M.A., 1981. Quantitative methods in Biology. Vol. 6 - North Holland Publishing Company. A.M. Glauert ed. : 243 p.

HALIOTIS, 16 (1987) : 555 - 557 résume de Poster

ETUDE *"IN SITU"* ET EN LABORATOIRE DE L'ACTION DE LA TEMPERATURE SUR LE CYCLE SEXUEL DE LA MOULE D'EAU DOUCE *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS).

par

A.L. TOURARI, C. CROCHARD et J.C. PIHAN

Faculté des Sciences, Laboratoire d'Ecologie, 1, rue des Récollets 57000 Metz (France).

THERMAL EFFECTS ON REPRODUCTIVE CYCLE OF A FRESHWATER MUSSEL *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS). *"IN SITU"* AN IN LABORATORY STUDIES.

ABSTRACT : The cytochemical and histological characteristics of the sexual cycle of *Dreissena plymorpha* are described. Studies were carried out on two groups of animals exposed *in situ* to different annual thermal cycles (power Station). The investigation of the percentage of sexual stages and their evaluation by a gonadic index show a difference in gametogenic kinetic between these groups. The recovery of gametogenesis is precocious for overheated group, wich snows dephasing in gametogenic process. Laboratory experiments of thermal shocks are still studied. T°C of +2, +5 and 10°C during 15 days, in period of sexual resting stage, showed that a temperature of 10°C (T = +5°C) allows a recovery of gametogenesis in laboratory ; the thermal shocks are carried out on different periods of annual cycle.

Le site d'étude choisi est celui de la centrale thermique E.D.F. de "LA MAXE" près de Metz, implantée sur la Moselle. Le lot témoin est celui des individus se développant dans le canal de prise d'eau. Le lot échauffé est une population transplantée du canal de prise d'eau dans le canal de rejet d'eau chaude, dans lequel l'augmentation de température varie avec le régime d'exploitation de la centrale. En effet, l'analyse des relevés thermiques quotidiens des deux canaux montre que, jusqu'en 1984, l'écart thermique est en moyenne de +7°C (régime continu de la centrale). Depuis 1984, le régime de la centrale est discontinu, aussi l'écart thermique n'est plus constant : on peut assister à des chocs thermiques. Les effets éventuels sur la gamétogénèse de la dreissène, ont été recherchés en utilisant les techniques de l'histologie topographique et de la cytochimie (lipides, protides, glucides et glycogène). Afin d'évaluer globalement les stades sexuels on a utilisé l'indice gonadique établi par Seed (1969). I.G.m = (nS)/N où I.G.m est l'indice gonadique moyen sur un mois, n : le nombre d'individus dans chaque stade, S : le facteur numérique attribué au stade et où N est le total d'individus dans l'échantillon. Dans notre étude N = 5 et l'estimation de I.G.m est faite en % pour chaque stade.

RESULTATS :

a) Chronologie du cycle sexuel de *Dreissena polymorpha* in situ (Crochard, 1985 et Tourari, 1985)

Le repos sexuel couvre toute la saison froide. Les phases de développement et de maturation apparaissent au printemps, quand la température de l'eau commence à augmenter. L'émission des gamètes commence quand la température croît en été (à 19°C) et se poursuit durant toute la saison chaude.

b) Cytochimie

Chez les mâles, les grains de glycogène sont localisés principalement entre les flagelles des spermatozoïdes lors de la spermiation. Chez les femelles, dans le cytoplasme des ovocytes en vitellogénèse, apparaissent des enclaves intensément basophiles, des granulations APS positives, des grains de glycogène pouvant prendre des formes en flaque aussi des gouttelettes lipidiques. A la fin de l'été, au commencement du repos sexuel, le cytoplasme des ovocytes résiduels prend progressivement une coloration noir intense (dégénérescence lipidique) sous l'action de l'acide osmique caractéristique des lipides osmiophiles.

c) Influence de la température sur le cycle sexuel

Etabli mensuellement, le pourcentage des stades sexuels observés (avec distinction des sexes) montre un déphasage dans le temps (d'au moins un mois) du processus gamétogénétique entre les individus du canal froid et ceux du canal chaud. La comparaison de l'I.G.m entre les deux lots, sans distinction des sexes, exprime mieux ce déphasage. En effet, chez les témoins, l'I.G.m augmente à partir du mois de janvier pour atteindre sa valeur maximale en juin, ceci indique le développement de la gamétogénèse, puis la valeur de l'indice chute au moment de l'émission des gamètes. Chez les individus échauffés, l'I.G.m évolue globalement de la même manière mais avec une cinétique différente :

- évolution rapide de la gamétogénèse vers l'état de maturité
- émission des gamètes plus précoce.

Pour une meilleure compréhension de ces phénomènes, l'étude en laboratoire de l'action des chocs thermiques, sur la gamétogénèse montre que :

- chez les femelles, à 10°C, et par rapport aux témoins, la plupart des individus sont en début de gamétogénèse et/ou dont les ovocytes commencent leur vitéllogénèse (80 %). A 15°C, la maturité n'est pas encore atteinte.

- chez les mâles, à 7°C et par rapport aux témoins, la majorité des individus (90 %) présentent tous les stades de la spermatogénèse, avec dominance des stades antérieurs. A 15°C les individus en repos sexuel sont rares (2,5 %). Ceci montre vraisemblablement que la spermatogénèse est plus sensible au facteur thermique que l'ovogénèse.

BIBLIOGRAPHIE

Crochard C., 1985. Essai d'utilisation d'un mollusque bivalve (*Dreissena polymorpha* PALLAS) pour estimer le degré de pollution métallique d'une rivière. Histologie et histopathologie de l'organisme intoxiqué. Rapport ministère de l'environnement, CVT n° 81.370, Laboratoire d'écologie, Metz.

Seed R., 1969. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores, I. Breeding and settlement, Oecologia, 3, 277-316.

Tourari A.L., 1985. Etude *"in situ"* de l'action de la température sur la gamétogénèse de la moule d'eau douce *Dreissena polymorpha* (PALLAS). Etudes histologique et cytochimique, DEA de toxicologie, Université de Metz, 46 pages + annexes.

EFFET DE LA CONCENTRATION ET DE l'ESPECE D'ALGUES DANS LA NUTRITION DE *VENUS GALLINA* (BIVALVIA : VENERIDAE).

par

G. LAZARO et F. FERNANDEZ

Universidad de Barcelona
Facultad de Biologia
Departamento de Biologia General
Avda. Diagonal, 645
08028 - Barcelona (Espagne).

Les taux de filtration et d'ingestion de *Venus gallina*, ont été mesurés en employant comme nourriture des cultures pures de plusieurs espèces d'algues. En tous les cas, les deux taux étaient dépendants de la concentration d'algues, de l'espèce, et des concentrations essayées antérieurement.

THE EFFECT OF ALGAL CONCENTRATION AND SPECIES ON THE FEEDING OF *VENUS GALLINA* (BIVALVIA, VENERIDAE).

The filtration rate and ingestion rate of *Venus gallina* were measured by means of pure culture of several algal species, as food. Every time, both rates were dependant of the algal concentration, of the species, and of the concentrations previously tested.

ECHELLE DE MATURATION POUR LE PETONCLE GEANT (*PLACOPECTEN MAGELLANICUS*) DU SUD DU GOLFE DU SAINT LAURENT (CANADA).

par

J. Worms et L. Davidson

Ministère des Pêches et des Océans,Direction de la Recherche, Région du Golfe
C.R.B.M., Université de Moncton,Moncton, N.B. EIA 3E9 (Canada)

Au cours d'une étude sur les variations spatio-temporelles du cycle de maturation de *Placopecten magellanicus* dans le sud du golfe du St Laurent, le besoin s'est fait sentir de préciser les étapes du cycle de développement gamétogénétique de cette espèce. les étapes de la gamétogénèse de *P. magellanicus* restent très classiques. Chez ce mollusque strictement gonochorique à l'état adulte, c'est à dire lorsque la maturation fonctionnelle est atteinte, l'échelle de maturation proposée comprend 7 stades pour les mâles comme pour les femelles : (1) différencié, (2) en développement, (3) remplissage, (4) mûr, (5) en cours de ponte, (6) vide et (7) latent). A ce dernier stade, le sexe est indifférentiable, même par histologie fine. La détermination des stades est basée sur l'apparition, au niveau des follicules, des différentes phases de la gamétogénèse ainsi que l'aspect microscopique général de la gonade. Plusieurs points méritent d'être signalés en regard des travaux réalisés par Naidu (1970) sur la même espèce. L'existence d'une période de latence post-ponte est indéniable pour les deux sexes. A ce stade, seuls subsistent quelques vestiges des parois folliculaires. Aucune trace d'activité gamétogénétique n'est décelable en microscopie optique. Cette période de latence semble assez courte (quelques jours à deux semaines environ). L'extrusion des produits sexuels est plus rapide mais moins efficace chez les femelles que chez les mâles. Il faut noter également que la meïose débute, au niveau des ovocytes, dès avant la ponte, comme en témoigne le nombre élevé d'ovocytes présentant une vésicule germinale éclatée dès le stade IV. Signalons enfin que la détermination du stade de maturation sur des critères exclusivement macroscopiques (couleur et aspect de la gonade, forme de l'extrémité distale...) s'est révélée extrémement aléatoire après vérification histologique.

Ces quelques résultats ne constituent que le point de départ d'une étude plus vaste encore en cours, et ne prétendent pas apporter d'éléments très nouveaux à la compréhension de la gamétogenèse des mollusques bivalves. Il s'agit plutôt d'une mise au point sur une espèce encore relativement peu étudiée au niveau de son cycle vital.

MATURATION SCALE FOR THE GIANT SCALLOP (*PLACCPECTEN MAGELLANICUS*) IN THE SOUTHERN GULF OF ST LAURENCE (CANADA).

During a study of the changes in space and time of the maturation cycle of *Placopecten magellanicus* (Gmelin) in the Southern Gulf of St Laurence, we felt the necessity of clarifying the stages of the gametogenic cycle for this species. These stages are typical of mollusc gamete development for this species which is strictly gonochoric since functional maturity is achieved. The propose maturation scale comprises seven (7) stages for both males and females : (I) differentiated ; (II) developing ; (III) filling ; (IV) ripe ; (V1) spawning ; (V2) spent and (VI) latent. For this later stage, the sexe is impossible to determine, even through histology. Stage determination is based on the occurence of the various phases of gametogenesis in the follicles and on the general microscopical aspect of the gonad. Several points are worth mentioning with regard to Naidu's (1970) works on the same species.

(1) the existence of a latent phase after spawning is evident for both sexes. At this stage, only few follicle wall cells are still visible. No sign of gametogenic activity was detected through optical microscopy. This latent stage seems to be rather short (few days to

two weeks approximately). (2) Sexual product extrusion is quicker and less efficient for females than for males. (3) It should be noted that meïosis starts before spawning in the ovocytes as evidenced by a high occurence of broken germinal cells as early as stage IV. (4) As a last remark, it is worth noting that the determination of the maturation stage based exclusively on macroscopic features (color and aspect of the gonad, shape of the distal end..., proved to be highly unreliable after cross-checking with histological examination.

These results are just a starting point for a larger scale study still on going and do not target at briging new elements for a better understanding of bivalve mollusc gametogenesis. This presentation stands more as a clarification for a species whose life cycle is still not well known.

HALIOTIS, 16 (1987) : 563 - 564 résume de Poster

DESCRIPTIF D'UN DISPOSITIF EXPERIMENTAL AUTOMATISE POUR LA REALISATION DE TESTS D'ECOTOXICITE CHRONIQUE SUR *DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS.

par

J.C. PIHAN, C. BATISTA, P. WAGNER, A. MAAROUF.

Faculté des Sciences, Laboratoire d'Ecologie, 1, rue des récollets
57000 Metz (France);
(Programme PIREN Ecotoxicologie);

DESCRIPTION OF AN AUTOMATIZED EXPERIMENTAL APPARATUS ADAPTED TO CHRONICAL ECOTOXICITY TESTS UPON *DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS.

ABSTRACT : The experimental unit is composed of three levels with gravity flow ordered by electrowatergates and levels'probes. The upper level (120 l) receives city's water which is oxygenated, dechlorinated and thermoregulated. The middle level (3 x 40 l) is the mixing level of the toxic solution. The choice of various calibers tubes allows to obtain a great diversity in concentrations by use of a peristaltic pump. The lower level (6 x 20 l) contains the molluscs laying in dark and well aerated compartments immerged in a water bath. The succession of the different cycle's phases is programmes on an "Automaton". This apparatus has been tested with salt zinc. An automatic food's dispenser can also be added.

Une étude préliminaire réalisée sur le terrain (contrat MOV n° 81.370) a mis en évidence l'intérêt d'utiliser *Dreissena polymorpha* comme organisme bioindicateur de contamination métallique. Son utilisation en laboratoire nécessite la réalisation d'un dispositif expérimental automatisé permettant la réalisation de tests d'écotoxicité chronique sur une période de trois mois. Le maintien d'une concentration donnée en métal, en circuit ouvert est possible mais avec un coût de revient très élevé (Benyahia, 1985). Le renouvellement manuel des milieux toutes les 48 heures (Maarouf, 1985) nécessite une présence astreignante. Pour ces raisons nous avons réalisé un dispositif expérimental automatisé avec une programmation de renouvellement de milieu toutes les 6 heures. L'unité expérimentale se compose de trois niveaux à écoulement gravitaire commandé par des électrovannes et contrôlé par des détecteurs de niveaux. Une unité permet la réalisation de trois expériences avec leur double. Le bac supérieur en pvc d'un volume de 140 l reçoit 120 l d'eau de conduite qui est oxygénée, déchlorée par passage sur charbon actif et thermostatée à 20°. Le temps de séjour est de 6 heures avec un remplissage en trois minutes par le jeu d'une électrovanne d'alimentation commandée par un détecteur de niveau. Toutes les 6 heures ce bac se vide par gravité dans 3 bacs en pvc de 45 l, par trois électrovannes de transfert commandées par trois détecteurs de niveau. Ce transfert dure 6 minutes et pendant les cinq premières

minutes une pompe péristaltique apporte le métal à une concentration telle qu'après dilution dans 40 l, le taux en métal est celui choisi pour l'expérimentation. Pour une vitesse donnée de rotation, le choix des tubes Manifold permet d'expérimenter en même temps plusieurs concentrations finales à partir d'une solution mère unique. Un bullage intense facilite l'homogénéisation. Pendant le même temps, les 6 bacs de 20 l du niveau inférieur contenant les dreissènes se vident en 3 minutes par ouverture des électrovannes de vidange. L'ouverture des électrovannes de transfert des trois bacs de 40 l renouvèle les milieux d'élevage des six bacs inférieurs de 20 l. Le volume de 40 l est divisé en deux par une tubulure en y renversé, ce qui permet de doubler l'expérience pour une concentration donnée. Le remplissage prend 3 minutes, les dreissènes vont ainsi rester au maximum 3 minutes à sec. l'expérience d'intoxication se déroule à 20° car les bacs inférieurs baignent dans un bain thermostaté en permanence à 20°C. Un bullage intense homogénéise le milieu. La luminosité est très faible. La succession des différentes phases d'un cycle de 6 heures est programmée sur "Automate". Le dispositif a été testé avec un sel de zinc. Un nourrissage automatique à partir d'une nourriture en solution peut être ajouté en se servant de la même pompe péristaltique. Une expérience classique de tests d'écotoxicité nécessite deux unités à savoir deux bacs de témoins et 5 x 2 bacs pour 5 concentrations différentes de toxique.

HALIOTIS, 16 (1987) : 565 - 566 résume de Poster

EFFETS DE LA TEMPERATURE ET DE L'ACCUMULATION DU ZINC SUR LA CONSOMMATION D'OXYGENE CHEZ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS).

par

A. MOUABAD et J.C. PIHAN

Faculté des Sciences, Laboratoire d'Ecologie, 1, rue des Récollets 57000 Metz (France).

EFFECTS OF TEMPERATURE AND ZINC ACCUMULATION ON OXYGEN CONSUMPTION BY *DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS.

Oxygen consumption was measured in *Dreissena polymorpha* at 5, 10, 15, 20, 25 and 30°C using the polarographic method in condition of aquatic rebreathing. Results showed a regular increase in respiratory rate with temperature. During a Zn accumulation experiment at 0.25, 1 and 2 ppm Zn concentration, the metal action on O_2 uptake was tested after 24 hours, 1, 2 and 3 weeks exposure ; the temperature being maintained at 20°C. For each of these concentrations, the respiratory rate was found to increase slightly. Further complementary experiments will be performed at higher concentrations.

La consommation d'oxygène chez *Dreissena polymorpha* est étudiée par la méthode polarographique en confinement aquatique. On enregistre la diminution de la pression partielle de l'oxygène (PO_2) dans le milieu en fonction du temps, on calcule ensuite le taux de consommation d'O_2 par la formule suivante :

$$VO_2 = \frac{a. \quad PO_2.V}{760 \;.\; T \;.\; P} \quad \text{où :}$$

VO_2 : taux de consommation d'oxygène en mg $O_2.h^{-1}.g^{-1}$

a : solubilité de l'oxygène en $mg.l^{-1}$

PO_2 : variation de la PO_2, en Torrs

V : volume de la cuve respirométrique, en l

p : poids secs sans coquille, en g

t : temps d'expérience, en heures

L'effet de la température a été testé à 5°, 10°, 15°, 20° et 30°C (tableau 1).

Tableau 1 : Taux de prise d'oxygène pour différentes températures.

Température (°C)	5	10	15	20	25	30
VO_2 ($mgO_2.h^{-1}.g^{-1}$)	0,096	0,220	0,339	0,492	0,636	0,877

On note que la VO_2 croit significativement avec l'élèvation de la température, cette augmentation est rapide entre 5° et 10°C et quasi regulière entre 10° et 30°C. L'effet du zinc sur la VO_2 a été testé sur des lots exposés à 0 ; 0,25 ; 1 et 2 ppm de ce métal, la VO_2 est mesurée après 24 heures, 1, 2 et 3 semaines d'exposition (tableau 2).

Tableau 2 : VO_2 après 24 heures, 1, 2 et 3 semaines d'exposition au zinc.

Zn (ppm) / Vo_2 (mg $O2.h^{-1}.g^{-1}$)	0	0,25	1	2
24 heures	0,375	0,448	0,430	0,562
1 semaine	0,331	0,440	0,379	0,587
2 semaines	0,329	0,417	0,452	0,332
3 semaines	0,269	0,422	0,404	0,544

Les résultats montrent que la VO_2 croit significativement sous l'effet de l'exposition au zinc, cette augmentation s'intalle dès 24 heures d'exposition pour 2 ppm et dès 1 semaine pour les autres concentrations, elle demeure significative sur toute la période de 3 semaines.

HALIOTIS, 16 (1987) : 567 - 568 résumé de Poster

APPLICATIONS DE L'"A.QUA.R.E.V.E." A L'ETUDE DES GISEMENTS NATURELS DE : *PECTEN MAXIMUS - CHLAMYS OPERCULARIS - CHLAMYS VARIA - CREPIDULA FORNICATA.*

par

C. HILY et G. THOUZEAU

Université de Bretagne Occidentale
Laboratoire d'Océanographie Biologique-UA 711 du C.N.R.S.

L'"AQUAREVE" : (Application QUAntitative d'un Rabot Epibenthique avec contrôle Video de l'Echantillonnage) est un engin qui associe de manière originale la récolte d'échantillons par dragage et l'observation du fond par télévision video sous-marine (Thouzeau et Hily, 1986).

Une drague étant fixée entre les patins du traineau, la longueur des traits est mesurée par une roue odométrique dont le nombre de tours est comptabilisé par un système électronique (détecteur de proximité).

Le travail de la lame de drague est surveillé par caméro video ; ce qui permet de s'assurer de l'absence de refoulement ou d'échappement, et d'interrompre le prélèvement à volonté.

Selon le maillage de la poche de la drague, la profondeur d'attaque de la lame (réglable de 1 à 5 cm) et la granulométrie du sédiment, la surface des échantillons quantitatifs récoltés varie de 5 à 30 m^2. Le rythme d'échantillonnage est d'environ 5 prélèvements par heure. Actuellement ce système est utilisé au laboratoire :

- Dans le cadre du Programme "Déterminisme du recrutement de la coquille St Jacques en Baie de Saint-Brieuc" (IFREMER), le quadrillage de la baie a été réalisé en 1985 et 1986 pour échantillonner les *PECTEN* juvéniles et la faune épibenthique associée. Des densités de 0.5 à 1 individus/m^2 ont été mis en évidence avant le premier hiver dans certains secteurs privilégiés pour les individus de 1.5 à 3 cm.

- Dans le cadre du programme R.E.S.U.S. (rôle écologique des suspensivores en Rade de Brest - UBO/CNRS), les grands suspensivores épibenthiques prolifèrent sur les sédiments meubles de la Rade de Brest : *CREPIDULA FORNICATA, PHALLUSIA MAMMILLATA, OPHIOTHRIX*

FRAGILIS, OPHIOCOMINA NIGRA, FICULINA FICUS. Tout en jouant un rôle épurateur non négligeable, ces espèces entrent en compétition trophique avec les Pectinidés exploités : *PECTEN MAXIMUS, CHLAMYS OPERCULARIS, CHLAMYS VARIA.*

Le programme de recherche mené depuis un an a pour but de définir le réseau trophique dont ces espèces suspensivores sont le moteur et de mettre en évidence le contrôle qu'elles exercent sur les flux de matière et d'énergie en Rade de Brest.

La télévision sous-marine est indispensable à la réalisation de cette étude dont la première phase (en cours) est de localiser et quantifier les densités et les biomasses en présence pour chaque espèce.

L'"AQUAREVE" est adapté spécialement aux espèces à faible densité, comme les *CHLAMYS*. Le "B.A.T.I.F.I.X., autre engin mis au point au laboratoire est utilisé pour les espèces à forte densité comme *CREPIDULA FORNICATA.*

La surface de l'échantillon est de 1/4 de m^2. Le maniement aisé de l'engin permet de réaliser 10 échantillons/15 mn.

ABSTRACT :

"A.QUA.R.E.V.E." SYSTEM APLICATIONS FOR THE FIELD STUDY OF *PECTEN MAXIMUS, CHLAMYS OPERCULARIS, CHLAMYS VARIA, CREPIDULA FORNICATA.*

The "AQUAREVE" system is a new sampling technique which associates dredging with underwater video television. The camera surveys the dredging operation. Sampling time varies according to the mesh diameter, the thickness of sediment dredged, and the particule size of the sediment. The length of the tract is measured with an odometric wheel ; obtained samples vary from 5 to 30 m^2 (Thouzeau et Hily, 1986). This technique was applied to study the juveniles of *PECTEN MAXIMUS* in the day of Saint-Brieuc. The densities of the four months old juveniles reached 0.5 to 1 individual/m^2 on specified areas of the bay.

The "AQUAREVE" system is also used in the bay of Brest to study the large epibenthic suspensit feeder macrofauna such as *CHLAMYS OPERCULARIS, CHLAMYS VARIA, PHALLUSIA MAMMILLATA, FICULINA FICUS.* For high density species system is used, named "B.A.T.I.F.I.X". A metallic frame, viewed on the video screen delimits a known surface of .25 cm which allows for a quantitative and direct enumeration of individuals.

REFERENCES

Thouzeau G. et Hily C., 1986. "AQUAREVE" une technique nouvelle d'échantillonnage quantitatif de la macrofaune épibenthique des fonds meubles. *Oceanologica Acta* (sous presse).

HALIOTIS, 16 (1987) : 569 - 570

BIOACCUMULATION DU ZINC PAR LA MOULE D'EAU DOUCE *DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS.

par

A.M. MAAROUF et J.C. PIHAN

Faculté des Sciences, Laboratoire d'Ecologie, 1, rue des Récollets
57000 Metz (France).
(Programme de Recherche PIREN-Ecotoxicologie)

BIOACCUMULATION OF ZINC WITHIN THE FRESHWATER MUSSEL
DREISSENA POLYMORPHA PALLAS.

Previous "in situ" studies showed that *Dreissena polymorpha* has a good activity to accumulate heavy metals (Zn, Pb, Cu, Fe, Cd). In laboratory, these studies have been carried on, using the following Zinc concentrations : 0.25 ; 0.5 ; 1 ; 2 and 3 mg/l. Temperature was maintained at 19 ± 1°C, pH at 8.2 ± 0?4, conductivity at 0.3 ± 0.1 $mS.cm^{-1}$ and hardness at 110 mg/l$CaCO_3$. Soft parts from individual specimens have been digested in nitric acid. Zinc concentration has been determined by flamme atomic absorption spectrophotometry, every 2 days during a period of 8 days and 4 weeks. Results show that *Dreissena polymorpha* can concentrate Zinc to a marked degree over the ambient level.

Dans ce travail on teste au laboratoire l'effet du zinc et sa bioaccumulation sur la moule d'eau douce *Dreissena polymorpha*, espèce très répandue en Europe. Le grand pouvoir bioaccumulateur du zinc et du plomb a été démontré in situ par Leglize et Nourisson en 1983, et au laboratoire pour le cadmium par Bias et Karb en 1985. Le dispositif d'intoxication nous a permis l'intoxication semi continue, en circuit fermé avec changement manuel du milieu (eau de conduite déchlorée par filtration à travers le charbon actif toutes les 48 heures). Le dosage du zinc total dans le milieu et dans les parties molles des moules est réalisé par Spectrophotométrie d'absorption atomique en flamme (modèle PERKIN.ELMER 2380). La minéralisation des parties molles des échantillons se fait par attaque nitrique à chaud. Deux essais préliminaires ont été réalisés pour choisir les concentrations en zinc : d'une part le suivi des teneurs en zinc dans le milieu sans moule nous a permis d'évaluer l'évolution durant 48 h du taux de zinc dans le milieu, avec appauvrissement lié à sa précipitation et son adsorption sur les parois du dispositif expérimental ; on remarque que le taux est d'autant plus grand que les concentrations initiales dans les milieu sont grandes. D'autre part l'estimation de la tolérance de la Dreissene vis à vis du zinc. Les résultats montrent que la CL50 est supérieure à 7 ppm de zinc. Cet élément se caractérise par une faible toxicité générale par rapport aux autres métaux.

Tableau 1 : Taux de perte en zinc total % après 48 h.

Concentration initiale en zinc (ppm)	0,28	0,45	1,00	1,50	2,50
Taux de perte de zinc en % après 48 h	29	53	74	73	71

C'est principalement l'alcalinité et la forte dureté du milieu qui peuvent expliquer ces pertes énormes en métal : PH = 8,2 ± 0,4, dureté totale : 200,0 ± 15,0 mg/l $CaCO_3$. Ces deux facteurs auront par la suite une grande incidence sur la toxicité du zinc (Bradley and Sprague, 1985). En fonction de ces résultats, les concentrations en zinc choisies pour l'expérience seule : 0,25 - 0,50 - 1,00 - 1,50 et 2,00 ppm pour une période d'intoxication de 28 j et 3 ppm pour une période de 8 j à cause de la mortalité qui survient dans un temps plus prolongé (10 %). L'évolution de la vitesse de la bioaccumulation du zinc par la Dreissene (mg/g p.S.) en fonction du temps est d'autant plus forte que l'on prolonge la durée d'intoxication ou qu'on augmente les doses en zinc dans le milieu, ce qui explique la régression exponentielle des courbes d'accumulation du zinc par la Dreissene (tableau 2). On remarque une courbe de régression de forme exponentielle pour la dose de 2 ppm, alors que pour la plus faible (0,25 ppm) la régression linéaire est plus significative.

Tableau 2 : Equations des cinétiques de bioaccumulation.

Zinc dans le milieu (ppm)	0,25	1,00	2,00
Equation de régression et coefficient de corrélation	11,82X+232,81 r = 0,921	329,85e(0,05X) r = 0,951	365,18e(0,07X) r = 0,982

BIBLIOGRAPHIE :

BIAS R. and KARB L., 1985. Bioaccumulation and partitioning of cadmium within the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* (PALLAS). Int. Revue Ges. Hydrobiol., 70 (1) : 113-125.

BRADLEY R.N. and SPARAGUE J.B., 1985. The influence of pH, water hardness and alkalinity on the acute lethality of Zinc to Rainbow trout (*Salmo gairdeneri*), Can J. Fish. Aquat. Sci. 42 : 731-736.

LEGLIZE L. et NOURRISSON M., 1983. Les micropolluants dans les différents compartiments de l'écosystème des eaux douces : utilisations des niveaux de contamination comme indicateurs de qualité. Les invertébrés, in, "l'eau, la recherche, l'environnement", Collection recherche-environnement, 22 : 55-60.

HALIOTIS, 16 (1987) : 571 - 572 résume de Poster

INCIDENCES D'UNE CONTAMINATION METALLIQUE SUR LA CROISSANCE ET LA REPRODUCTION *IN SITU* DE *DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS.

par

C. CROCHARD et L. LEGLIZE

Faculté des Sciences, Laboratoire d'Ecologie, 1, rue des Récollets, 57000 Metz (France).

Programme du Ministère de l'Environnement n° 81 370.

IMPACT OF METALLIC POLLUTANTS ON THE GROWTH AND REPRODUCTION OF THE ZEBREA MUSSEL *DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS.

Transplanted mussels (in experimental bags) exposed to different levels of metallic pollution in an iron-steel area, are selected for possible use in biological monitoring. Mussels remained in the field for eight months, in contamined stations, showed interesting reactions like :

- Modification of some biometric parameters (disturbed or stopped shells and tissues growth),
- reproductive cycle affected or stopped, histopathologic problems (oocytarnecrosis, regression of intertubular tissue).

By maintaining in "clean" reference station, contaminated organisms, we have tested the irreversibility of those phenomena. Growth could start again quickly, and wad regular after a prolonged detoxication (210 days).

Des animaux transplantés (en cages expérimentales) dans diverses stations d'un réseau hydrographique situé dans un environnement sidérurgique très important, ont permis par les effets qu'ils présentent d'envisager l'utilisation de *Dreissena polymorpha* comme organisme sentinelle.

Le protocole expérimental appliqué sur de longues périodes (365 jours) fait appel à la technique des transplantations de Dreissenes provenant d'une même population d'origine. Le programme de mise en place et de prélèvement des animaux a été bâti en fonction du cycle biologique de l'espèce. Celui-ci nous a amenés à considérer trois périodes remarquables qui s'apparentent à celles déterminées par les variations des paramètres physico-chimiques et hydrologiques du milieu. Le protocole prend également en compte l'âge des sujets. D'après la longueur de la coquille, nous avons défini trois classes de taille (I : 3 à 10 mm, II : 14 à 19 mm, III : 19 à 24 mm), correspondant à des individus qui devraient effectuer respectivement leur première, seconde et troisième gamétogenèse durant la période estivale à venir. Enfin cette étude tente d'estimer l'influence du transfert et de la période

d'échantillonnage sur les réponses obtenues. Deux cycles complets intoxication-détoxication sont réalisés pendant l'année, l'un à l'entrée de la période hivernale, l'autre à la mi-avril.

Les résultats obtenus chez les témoins confirment la très bonne tenue des animaux transplantés dans l'Orne comparativement à ceux de la station d'origine située en Moselle. Ils permettent de distinguer deux phases caractéristiques :

- une phase hivernale (de novembre à avril) pendant laquelle on note une lente évolution des paramètres de croissance.
- Une phase estivale (avril-août) marquée par un accroissement significatif de la longueur et surtout par une augmentation importante des poids secs des parties molles, période de maturation sexuelle et de ponte pour les classes II et III.

Les animaux placés en situation de contamination ont été transplantés durant plus de 8 mois lors du premier cycle d'intoxication. Pour les classes II et III, si durant la période hivernale, aucune différence significative n'est décelable par rapport à la station témoin, à partir de la fin février, on n'observe pas de reprise de la croissance. De plus chez les animaux de la classe I, le taux très important de mortalité entraîne un arrêt de l'expérience après 118 jours. Lors du second cycle d'intoxication, on retrouve moins nettement ces altérations de la croissance. Les études histopathologiques ont montré quelques rares réactions de l'épithélium branchial ainsi que des concentrations d'amoebocytes et de macrophages dans l'épithélium digestif. Les effets les plus nets sont rencontrés au niveau de la gonade. Pour les animaux implantés peu avant la maturité, chez les femelles, après un séjour de 28 jours, il apparaît des inclusions cytoplasmiques brunes dans les ovocytes dont la vitellogénèse était déjà avancée. Le cytoplasme des plus jeunes peut prendre un aspect vacuolaire, les plus âgés peuvent entrer en dégénérescence lipidique et dans ce cas, on note de plus la présence de macrophages dans les tubules ovariens. Les observations ultrastructurales montrent des malformations mitochondriales et l'apparition de corps myéliniques. Une exposition prolongée révèle que la gonade évolue vers la stérilité : l'épithélium des tubules ovariens ne contenant qu'un nombre très faible de cellules germinales, certaines sections n'en montrant même aucune. Chez les mâles, on observe initialement une grande activité macrophagique intratubulaire traduisant une rétention des gamètes qui seront lysés in situ. L'évolution des tubules tend ensuite vers la stérilité. Le tissu intertubulaire est également très lacuneux. Une implantation automnale entraîne l'arrêt du processus de gamétogenèse précédant l'entrée en diapause, et la stérilité pour l'été suivant.

Les animaux des classes II et III réimplantés en station témoin Orne après 146 jours d'intoxication montrent une remarquable reprise de poids croissant régulièrement. En fin d'expérience, le poids sec des animaux détoxiqués atteint ou dépasse celui des témoins malgré des valeurs initiales inférieures. L'étude histologique a montré que les meilleures capacités de récupération semblent être présentées par les mâles. Ainsi dans le 1er cycle d'expériences, une détoxication de 210 jours suivant un séjour de 5 mois en station polluée, a montré chez certains sujets une restauration remarquable des tubules spermatiques.

HALIOTIS, 16 (1987) : 573 - 575 résume de Poster

L'ISOLEMENT DES VELIGERES DE *CRASSOSTREA GIGAS* DU MILIEU NATUREL : UN NOUVEAU MODE D'INVESTIGATION SUR LA BIOLOGIE LARVAIRE.

par

E. His et R. Robert*

IFREMER, Quai du Commandant Silhouette, 33120 Arcachon (France).

Les études relatives aux anomalies de la reproduction dans le bassin d'Arcachon (His et al., 1986) avaient montré le rôle prépondérant du facteur nutritionnel sur le recrutement des huîtres creuses *Crassostrea gigas* ; un déficit nutritionnel peut à lui seul hypothéquer le recrutement chez les bivalves (Persoone et Clauss, 1980). Or les données concernant la nutrition larvaire ont été presqu'exclusivement obtenues en milieu expérimental ; il n'est pas certain qu'elles puissent être extrapolées au milieu naturel.

Les caractéristiques physiques et hydrologiques du bassin d'Arcachon en font une véritable écloserie naturelle. Une méthode d'isolement en grandes quantités des véligères, de la larve D au stade pédivéligère, a été mise au point afin d'étudier la biologie et plus spécialement la nutrition des larves en milieu naturel.

1. Observations directes sur les véligères prélevées in situ

1.1. Microscopie à épifluorescence

Elle permet de caractériser "l'état nutritionnel" des larves de bivalves (Babinchack et Ukeles, 1979 ; Lucas et Rangel, 1981). Dès les premières 48 heures après le frai, les larves D du milieu naturel (été 1985) présentent un tractus très coloré, la présence d'algues entières et lysées, ou seulement lysées, est notée chez la plupart des véligères : prise en charge et digestion du nanoplancton sont continues en période diurne.

La recherche d'un éventuel rythme nycteméral doit compléter ces investigations.

1.2. Etude du spectre de rétention et digestion des particules

La qualité nutritionnelle des particules est tout d'abord conditionnée par un critère de taille. Cette approche préliminaire a été effectuée sur frottis de larves umbonées d'une hauteur supérieure à 300 um, isolées individu par individu ; l'examen du contenu du tractus digestif permet de constater que les bactéries sont abondantes ; outre

* Avec la participation du Dr M.J. Chretiennot-Dinet et de D. Maurer.

les précédentes, 97,5 % des particules ingérées sont inférieures à 7 um et 88 % sont inférieures à 4 um ; ces données correspondent à la gamme de taille des algues unicellulaires utilisées en écloserie et qui donnent les meilleurs résultats sur la croissance des véligères en milieu contrôlé.

1.3. Recherche des espèces nanoplanctoniques ingérées par les larves

A partir de larves du milieu naturel broyées au potter de Thomas puis filtrées à 8 um, des observations ont été effectuées en microscopie électronique à balayage afin d'identifier les "algues fourrages" ingérées par les véligères. On constate une importante diversité des espèces nanoplanctoniques, avec des phytoflagellés parmi lesquels *Calycomonas sp.* ; de nombreuses diatomées benthiques sont présentes (*Achnantes sp.*, *Navicula sp.*, *Skeletonema sp.*, *Nitzschia sp.*).

1.4. Vitesse de croissance et composition biochimique élémentaire.

La croissance linéaire se ralentit et le poids sec augmente plus rapidement en fin de vie pélagique. Les glucides sont peu importants (0,39 % du poids sec total) ; les lipides diminuent régulièrement de la larve D aux premiers stades umbonés (passage de 7,94 % à 2,12 % du poids sec) puis réaugmentent légèrement (3,94 % chez les larves oeillées). Les protides suivent le même schéma (passage de 12,93 % de la larve D à 8,80 % chez les premiers stades umbonés, puis valeur finale de 18,19 %) ; ils semblent constituer la principale réserve pour la métamorphose.

1.5. Etudes projetées

- Les observations en épifluorescence ne permettent pas de quantifier de façon précise la nourriture ingérée. Des observations seront effectuées par spectrophotométrie ou fluorimétrie sur les pigments extraits de l'acétone de broyats larvaires, selon les techniques utilisées par Mackas et Bohrer chez les copépodes.

- Des véligères du milieu naturel ont été fixées pour étude sur coupe histologique, en microscopie électronique à transmission (étude des contenus stomacaux).

- Des mesures de l'intensité respiratoire seront tentées afin de caractériser l'état physiologique des larves ; ces données sont indispensables si l'on veut établir un bilan chez les larves.

2. <u>Expérimentations à l'aide de véligères du milieu naturel</u>

2.1. Etude du grazing

Ces observations concernant le "grazing" à partir de populations phytoplanctoniques naturelles prélevées en même temps que les larves. La fraction de 3 à 10 um a été étudiée,

une sélection en fonction de la taille n'apparaît pas clairement ; cependant si l'on considère trois groupes retenus à cause de leur identification possible en microscopie optique, *Calycomonas sp.* semble ingéré préférentiellement pendant les six premières heures ; *Navicula sp.* l'est au bout de 24 heures ; les observations relatives à *Eutrepsiella sp* sont à préciser.

2.2. Isolement d'algues ingérées par les larves

La technique de broyats larvaires prélevés et ensemencés sur milieu de culture (His et al., 1986) a permis d'isoler neuf espèces dont les quatre premières sont cultivées en masse :

Chlorophycées : *Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris* et *Chlamydomonas bullosa*. Prasinophycée : *Tetraselmis tetrathele*. Diatomées : *Fragilaria construens* var. *subrotunda*, *Navicula atomoïdes*, *Gomphonema sp.*, *Nitzschia frustulum* var. *subsalina*. Cyanobactéria : *Microcystis sp.*

2.3. Observations sur les algues isolées à partir des broyats larvaires.

– La croissance des quatres algues qui ont été produites en masse, et le spectre de répartition de la taille des cellules lors des différentes phases de croissance sont en cours d'étude.

– la méthode des croissances comparées à permis de constater que seule *Tetraselmis tetrathele* présente une bonne qualité alimentaire pour les véligères de *C. gigas* en milieu contrôlé.

– l'étude de l'ingestion et de la digestion de ces quatre espèces en microscopie à épifluorescence et l'étude de leur broutage par les larves sont en cours.

CONTRIBUTION TO THE THERMAL RELATIONS OF THE PULMONATES *COCHLICELLA ACUTA* AND *C. VENTRICOSA*.

par

W.H.O. De Smet and E.A.M. Van Rompu

Laboratorium voor Plant-en Dierkundige Biologie
Rijksuniversitair Centrum Antwerpen
Groenenborgerlaan 171 2020 Antwerpen (Belgique).

The upper temperature limit (snails adapted to 20°C) resulting in 50 % mortality is about 49°C (both species) for 20 minutes exposure. The lower temperature for 50 % mortality is 44°C, for an exposure time of 2 hours in *C. ventricosa* and 2.30 hours in *C. acuta.* Adaptation to higher temperatures (40-42°C) prior to the experiments, increases survival rate ; enhancement of tolerance to higher temperatures is greatest in *C. acuta.*

The activity of the two species is light and temperature-dependent, under experimental conditions of constant relative humidity (± 100 %), a light-dark sequence of 12 hours light (5000 lux) and 12 hours of darkness (LD 12:12), and constant but different temperatures (1, 5, 10, 15, 20 and 25°C). For both species the highest activities are recorded in the dark. *C. ventricosa* is proportionally more diurnal than *C. acuta. C. acuta* is more active at the lower temperature range (20°C). The activity of *C. ventricosa* increases with temperature and is highest at 20-25°C.

The differences in temperature tolerance and activity can be related to the geographical distribution and habitat preference of the species. The more xerobic *C. acuta*, generally living in the most arid and exposed part of the dunes, has the most northerly distribution. It is more active at low temperatures and shows a greater nocturnal activity and temperature tolerance. The more mesic *C. ventricosa*, occupying a wetter and sheltered environment, is less active at low temperatures and more diurnal. It shows a smaller ability to whithstand extreme and fluctuating temperatures.

HALIOTIS, 16 (1987) : 579 - 580 résumé de Poster

VALEUR NUTRITIVE DE *POTAMOPYRGUS JENKINSI* (E.A. SMITH, 1889) : UN MAILLON TROPHIQUE INTERESSANT DANS LE TRANSFERT DES ACIDES GRAS.

par

C. Chaisemartin* et G. Réal**.

* *Laboratoire de Biologie expérimentale (Hydrobiologie)*
U.E.R. des Sciences - 87060 Limoges Cedex - CNRS U.A. 138.
** *Institut Universitaire de Biologie marine de Bordeaux I,*
2, rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon.

L'étude des acides gras des lipides totaux est effectuée chez un petit Prosobranche Hydrobiidae, capable de fournir en élevage une alimentation convenable pour prolonger la résistance de l'écrevisse pallipède à la thélohaniose.

Cette approche des relations nutritionnelles entre le Mollusque et son environnement confirme les variations notables dans la composition révélée. Six grandes séries sont retenues : linolénique (w3), linoléique (w6), palmitoléique (w7), oléique (w9), w11 et acides gras saturés.

L'analyse des acides gras concerne les sources trophiques potentielles broutées d'une part, les individus issus de deux populations, l'une dulcicole (courant d'Andernos) carénée et encroûtée, et l'autre méso-oligohaline (réservoirs à Poissons du Teich) de l'autre.

Après 3 jours de jeûne, 600 individus adultes (hauteur de la coquille 3,6 à 3,9 mm) sont anesthésiés par 2 à 3 h d'action, à 4°C, d'une solution aqueuse de chlorhydrate d'hydroylamine à 1 %. Les masses molles, retirées sans autolyse, après une lyophilisation de 12 h, sont homogénéisées. A partir de 490 à 530 mg de tissus secs, nous obtenons 66,5 mg totaux, soit un pourcentage de 13 % delipides totaux/poids sec.

Notre mode opératoire chromatographique fait intervenir une colonne en silice fondue de 25 m, 0,22 mm de diamètre, imprégnée de carbowax 20 M. L'analyse se déroule avec un gradient thermique : 186 à 215°C. L'injection de 1 ul correspond à 20 ug d'esters méthyliques. L'"intégrateur donne directement la teneur en % de chaque acide gras par rapport à la totalité des teneurs des différents acides chromatographiés.

Les résultats originaux s'interprètent comme suit :

1) La composition en acides gras tissulaires chez les individus dulcicoles de *P. jenkinsi* reflète globalement celle de la nourriture.

Avec plus de 30 % des acides gras chromatographiés, la série linolénique "marque" les sources alimentaires exploitées. Ces sources sont plus riches que le "nettoyeur omnivore" en : 18 : 3w3, 18 : 2w6 et 18 : 1w9.

2) Globalement, chez *P. jenkinsi*, les acides gras saturés des lipides totaux représentent 35 %, les monoinsaturés 23 % et les polyinsaturés 42 % des acides gras révélés.

Chez la population dulcicole, l'acide eicosapentaénoïque (20 : 5w3) atteint 15 % du total et "marque" cette population.

Chez la population à salinité variable, les acides gras monoinsaturés en C18 : 1 sont mieux représentés. Cette population est riche en 18 : 1 et 20 : 1 et très pauvre en 20 : 5 et 22 : 6 (spectre assez proche de celui des Gastéropodes marins (1).

3) *P. jenkinsi* représente une source de métabolites essentiels dans la structure des phospholipides biomembranaires et une source d'énergie par sa teneur élevée en acides gras polyéniques.

Les acides linoléniques et linoléiques, fortement représentés, sont les précurseurs des polyinsaturés tels que le : C20 : 4w6 à partir du C18 : 2w6, le C20 : 5w3, le C22 : 5w3 et le C22 : 6w3 à partir du C18 : 3w3. La bioconversion s'effectue bien : le rapport w3/w6 passe de 1,3 chez la source trophique exploitée à 2,4 chez *P. jenkinsi.*

Les C20 et C22 de la série w3, les mieux représentés sont souvent considérés comme essentiels dans l'alimentation des Crustacés et des Poissons. En plus de la valeur biologique meilleure de la série w3, tous les faits précédents concluant à une bonne valeur nutritive de *Potamopyrgus jenkinsi.*

(1) Gardner D. et Riley J.P., 1972. The components fatty acids of the lipids of some species of marine and freshwater Molluscs. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 52, 827-838.

ETUDES SUR LA NUTRITION DES VELIGERES DU MILIEU NATUREL : APPLICATION DE LA MICROSCOPIE A EPIFLUORESCENCE AUX LARVES DE *CRASSOSTREA GIGAS* DU BASSIN D'ARCACHON AU COURS DE L'ETE 1985.

par

R. Robert et E. His.

IFREMER, Quai du Commandant Silhouette, 33120 Arcachon (France).

Des anomalies de la reproduction de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*, se sont manifestées dans le bassin d'Arcachon de 1977 à 1981. Les véligères dont la croissance était très ralentie, n'atteignaient pas les stades umbonés. Des observations au microscope photonique permettaient de noter une absence de pigmentation du tractus digestif, suggérant une perturbation du régime trophique. Les recherches entreprises (His et Robert, 1985 ; His *et al.*, 1986) confirmaient cette hypothèse et mettaient ainsi en évidence l'importance du facteur nutritionnel pour le recrutement des huîtres.

Sous des conditions expérimentales, Babinchack et Ukeless (1979) et Lucas et Rangel (1981) ont caractérisé "l'état nutritionnel" des larves de bivalves au moyen de la microscopie à épifluorescence. La méthode consiste à exciter par des rayons ultra-violets, les pigments chlorophylliens des algues ingérées par les larves. Les pigments, selon leur état de dégradation (digestion) fluorescent en rouge intense, en orange, en jaune ou en rose.

Cette technique a été appliquée aux véligères de *Crassostrea gigas* du milieu naturel, dont l'isolement, à partir du plancton du bassin d'Arcachon, a pu être réalisé de la larve D à la pédivéligère.

Au cours de la saison de reproduction 1985, un bon "état nutritionnel" des larves était ainsi mis en évidence. Dès les premières 48 heures elles présentaient un tractus digestif très coloré. Bien qu'au delà du 16ème jour, l'épaississement de la véliconche rendait difficile l'analyse fine des différents stades de digestion, la présence d'algues entières et lysées ou seulement lysées, était notée chez la plupart des véligères, et ceci tout au long de leur vie pélagique : prise en charge et digestion du nanoplancton sont donc continues en période diurne pour les larves de *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon.

INFLUENCE DES CONDITIONS D'ELEVAGE AU LABORATOIRE SUR LA RECEPTIVITE DE *BIOMPHALARIA GLABRATA* A *SCHISTOSOMA MANSONI*.

par

J. BENEX et G. JACOBELLI

Unité de Parasitologie Expérimentale, Institut Pasteur, Paris

L'élevage de *Biomphalaria glabrata* au laboratoire a fait l'objet de diverses publications. Mais, pour notre part, nous n'envisagerons ici que des essais de standardisation des conditions d'élevage, de façon à obtenir des populations strictement comparables en vue d'analyser des phénomènes immunitaires. Nous avons, en effet, constaté que des modifications dans les conditions de maintien d'une souche de *Biomphalaria glabrata* pouvaient entraîner des variations dans la réceptivité des mollusques au parasite *Schistosoma mansoni*, agent de la Bilharziose intestinale. Nos premières recherches ont porté sur les modifications physiologiques constatées sur certains sujets de nos élevages, spécialement sur la composition de l'hémolymphe ou les caractéristiques et les numérations de cellules circulantes. Les résultats préliminaires sont rapportés ici.

ACTION OF THE LABORATORY REARING CONDITIONS ON THE RECEPTIVITY OF *BIOMPHALARIA GLABRATA* TO THE PARASITE *SCHISTOSOMA MANSONI*.

The laboratory rearing of *Biomphalaria glabrata* was presented in several works. An attempt to standardize these rearing conditions is presented here, in order to obtain truly comparable populations, for the analysis of immunitological phenomena. It has been noted that changes in these conditions could originate some variations in the receptivity of the molluscs to the parasite *Schistosoma mansoni*, vector of intestinal Bilharzis. Our first investigations concerned the physiological changes observed on some individuals, and more precisely on the hemolymph composition or on the characters and the number of circulating cells. Preliminary results were reported.

HALIOTIS, 16 (1987) : 585 - 586 résumé de Poster

MODALITES DE REPRISE DE CROISSANCE EN PARCS EXTERNES DES ESCARGOTS *HELIX POMATIA* DE TAILLE NON COMMERCIALISABLE ISSUS DES IMPORTATIONS.

par

P. GOMOT, A. DERAY

Laboratoire de Zoologie et Embryologie, UA CNRS n° 040687, Faculté des Sciences, Place Maréchal Leclerc, 25030 Besançon Cedex (France).
Centre Universitaire d'Héliciculture, 5, rue Ronchaux, 25000 Besançon (France).

Dans les arrivages d'Escargots de Bourgogne issus d'importation qu'utilisent les conserveries, un nombre important de ces animaux sont trop petits pour être commercialisés. Dans le but de savoir si ces animaux qui ont subi nombre de conditions défavorables (contention, transport, jeûne, stockage au froid) peuvent grandir à nouveau pour être transformés à profit, 10 000 Escargots sont placés à la belle saison dans deux parcs d'engraissement extérieurs P2 et P3 selon les modalités exposées dans le tableau 1. Ces animaux sont nourris regulièrement avec un aliment composé pour Escargots type UCAAB* et leur activité entretenue par des arrosages programmés.

EXPOSE DES RESULTATS (tableau 1)

1) Evolution du poids moyen : plusieurs pesées réalisées sur des échantillonnages d'animaux des deux parcs nous montrent, après réalisation des courbes de croissance, que le poids moyen augmente de façon très significative jusqu'au 104e jour d'élevage (respectivement pour P2 et P3 multiplié par 2,60 et 2,35). Au delà de ce laps de temps, une baisse est alors enregistrée.

2) Evolution du pourcentage des animaux économiquement intéressants ou pesant au moins 15 g : les histogrammes de répartition montrent que les pourcentages évoluent régulièrement à partir du 27e jour pour atteindre un maximum au 104e jour de l'expérience, avec des valeurs relativement élevées (40 et 42 %). Cependant, comme pour le poids moyen, celle-ci baissent rapidement au delà de cette limite.

*UCAAB (Union des Coopératives Agricoles d'Alimentation du Bétail) - B.P. 19 - Chierry - 02400 Chateau Thierry.

3) Taux de croissance : quel que soit le temps passé en parc, il est toujours positif. Il passe par un maximum le 1er mois et réduit d'amplitude aux 63e et 104e jours.

4) Les pertes globales : les pertes journalières dans les deux parcs sont relativement élevées (0,31 %), mais inférieures à ce qui avait été enregistré en 1984 (0,40 %).

5) Estimation des quantités produites : les quantités d'Escargots réellement présentes en parcs sont connues avec précision à la mise en parc et à la récolte. Aux autres périodes, une estimation peut être faite à l'aide d'une relation faisant intervenir le poids moyen d'un échantillon et les pertes journalières. On constate alors que les quantités globales exprimées en kg sont en très nette augmentation jusqu'à 63 jours d'engraissement avec un coefficient multiplicateur de 1,74. Au delà de cette limite on enregistre une baisse très importante puisqu'après 162 jours, les quantités finales sont inférieures aux quantités initialement placées en parcs.

DISCUSSION

Dans cette expérimentation, la quantité globale d'Escargots récoltée en fin d'expérience (162 jours), plus faible que celle placée au départ, représente un élément négatif. Il ne faut cependant pas perdre de vue que ces animaux grandissent notablement jusqu'au 104e jour de parc et que si l'on ne dépasse pas la durée limite d'environ 70 jours, la masse totale d'Escargots est significativement augmentée (x 1,74). De même, à cette date, les individus de belle grosseur (supérieure à 15 g) constituent jusqu'à 40 % du cheptel, ce qui représente une affaire économiquement rentable qui satisfait les industriels.

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une convention CIFRE (n° 84.139) entre l'Association Nationale de la Recherche Technique (Ministère de la Recherche et de la Technologie) et les Etablissements ROMANZINI, conserveurs d'Escargots.

Tableau 1 : Escargots de Bourgogne (*Helix pomatia*) : Modalités de reprise de croissance en parcs externes d'individus de petite taille issus des importations.

PARAMETRES	TAUX DE CROISSANCE $k \times 10^{-3}$		POIDS MOYEN (g)		QUANTITES PRESENTES % > 15 g		QUANTITES PRESENTES en kg
Parcs	P2	P3	P2	P3	P2	P3	P2
Mise en parcs			5,5	6,13			9
27e jour	16	22	↗ 10,7	11,01	14,2		
63e jour	10	12	↗ 13,08	13	27	28	↗ 17,4
ATTENTION PERIODE CRITIQUE							
104e jour	7	8	↗ 14,3	14,2	40	42	
162e jour récolte			↘ 11,5	↘ 11,2	↘ 13	10	↘ 7

MODALITES DE REPRODUCTION DE L'ESCARGOT *HELIX ASPERSA ASPERSA* EN FONCTION DES LONGUEURS D'ONDE DE LA LUMIERE SELON LESQUELLES ILS SONT ELEVES.

par

Rémy BONNEFOY-CLAUDET

Laboratoire de Zoologie et Embryologie, UA CNRS 040687,
Faculté des Sciences, Place Leclerc, 25030 Besançon Cedex (France);
Centre Universitaire d'Héliciculture, 5, rue Ronchaux,
25000 Besançon (France).

Des animaux sont élevés sous 4 types de lumière (bleu, vert, rouge, jaune). Parvenus à l'état adulte, ils sont placés dans des conditions d'éclairement stimulantes, lumière du jour et photophase longue : 18 h). Les animaux élevés en lumière verte sont ceux qui se reproduisent le moins (accouplements, pontes), les plus performants étant ceux élevés en lumière bleue. Il est rappelé (1) que la lumière verte appliquée durant le cycle de reproduction (photophase 18 h) de géniteurs est également peu performante.

(1) R. Bonnefoy-Claudet, A. Deray et L. Gomot (1983) - <u>CR Soc. Biol.</u>, 177, 504-512.

REPRODUCTION OF THE SNAIL *HELIX ASPERSA ASPERSA*, AS A FUNCTION OF THE LIGHTENING WAVE LENGTHS UNDER WHICH THEY WERE REARED.

Young snails were reared under four different lights (blue, green, red and yellow). Once adults, they were exposed to stimulating lightening conditions, that is day light, with a 18 h-photophase. For the individuals which were reared under a green light, the reproduction (mating and laying) was less intense, while those reared under a blue light were the more active. These results may be related with the poor results (1) of the green light, when used during the reproduction cycle (photophase 18 h) of adults.

(1) R. Bonnefoy-Claudet, A. Deray et L. Gomot (1983) - <u>CR Soc. Biol.</u>, 177 : 504-512.

ETUDE PRELIMINAIRE DE LA POPULATION DE *CARDIUM GLAUCUM* (BIVALVE) DU BASSIN DE MARENNES-OLERON.

par

Maciej WOLOWICZ

Institut d'Océanographie, Université de Gdansk, Czolgistow 46, 81378 Gdynia (Pologne).

La présence de la coque d'eaux saumâtres *C. glaucum*, dans le bassin de Marennes-Oléron, a été confirmée pour la première fois en décembre 1985. Dans ce travail on a présenté la structure et la dynamique de la population, la vitesse de croissance, ainsi que le cycle de reproduction (développement des gonades, gamétogenèse et période de ponte). Ces phénomènes ont été mis en relation avec la situation hydrologique dans le bassin, de décembre 1985 jusqu'à août 1986. On a présenté aussi les résultats préliminaires concernant les changements saisonniers de la composition biochimique (protéines, lipides, glucides totaux et glycogène, cendres) ainsi que la valeur calorifique de la chair de *C. glaucum* avec et sans cendres.

PRELIMINARY STUDY OF THE *CARDIUM GLAUCUM* (BIVALVIA) POPULATION FROM BAY OF MARENNES-OLERON (FRANCE).

The presence of the brackish-water cockle *C. glaucum* in the bay of Marennes-Oleron was confirmed for the first time in December 1985. This work presents the structure and dynamic of the population, as well as the growth rate. The reproductive cycle and gametogenesis of species, which was related to the hydrological conditions from December 1985 to August 1986 are also presented. The preliminary results concerning the seasonal changes in the biochemical composition (proteins, lipids, carbohydrates and glycogen, ash) and calorific value (DW, AFDW) are discussed.

HALIOTIS, 16 (1987) : 591 - 592 résumé de Poster

L'ECLOSERIE EXPERIMENTALE D'ARGENTON.

par

IFREMER, B.P. 337, 29273 Brest Cedex (France).

Située sur la commune de Landunvez, à 30 km de Brest, l'écloserie expérimentale d'Argenton est destinée à l'étude des techniques de production de naissains de bivalves. Elle est implantée près d'un ancien vivier à crustacés de 3 600 m^2 (profondeur moyenne 2 m) qui sert de réserve d'eau et accessoirement au prégrossissement des naissains. L'eau du vivier est partiellement renouvelée lorsque les coefficients de marée dépassent 60 ; L'absence de rivières à proximité du site permet de disposer d'une eau de salinité peu variable, à caractère très océanique.

Une station de pompage permanent (pompe centrifuge de 30 m3/heure), alimentée par deux canalisations placées dans le vivier, utilisées alternativement pour limiter les salissures biologiques. Une troisième ligne d'adduction d'eau permet à marée haute le pompage d'eau de mer à l'extérieur du vivier.

La filtration de l'eau se fait en deux étapes :

- préfiltration sur filtre à sable (LACRON 760)
- filtration fine sur 2 cartouches en série à chaque point de distribution d'eau (50 u à 0,2 u selon besoins expérimentaux).

La thermorégulation est assurée par :

- 2 échangeurs à plaque de titane, indépendants (ALFA-LAVAL), capacités 30 000 et 40 000 KCal/h
- Primaire d'eau douce 70 à 85°C, chaudière au fioul 75 000 KCal/h
- Régulation électronique de la température de sortie
- Nettoyage hebdomadaire de l'ensemble des canalisations en aval du filtre à sable par injection d'hypochlorite de sodium.

La production d'air comprimé est effectuée au moyen de 3 circuits indépendants (algues - larves - naissains) alimentés par 3 compresseurs à sec, à palettes de graphite (Rietscnie, type TL6D), pression nominale 1 bar, débit unitaire 7 m^3/h (filtration de l'air à 0,01 u, injection de CO_2 dosé à 1 % du débit d'air sur cultures d'algues).

L'écloserie proprement dite comprend :

- 1 salle climatisée de 10 m^2 pour les cultures d'algues (volumes jusqu'à 20 l)
- 1 serre de 39 m^2, orientée au Nord, équipée de 12 bacs cylindriques (0,5 m) de 300 l
- 2 salles d'élevage larvaire de 27 m^2, équipées chacune de 9 bacs cylindroconiques de 400 l
- 2 salles destinées à l'élevage des naissains (37 m^2), chacune équipée de 8 bacs de 200 l (2 x 0,5 x 0,2 m) et de 2 bacs de 700 l pour le conditionnement des reproducteurs
- 2 bureaux
- 1 salle de contrôle des élevages avec :
    - . 1 projecteur de contrôle (NIKON V 12)
    - . 1 microscope à épifluorescence (BAUSCH et LOMB)
    - . 1 microordinateur (HEWLETT-PACKARD 76) avec imprimante

HALIOTIS

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Haliotis constitue le moyen de publication des Actes de Colloques, congrès et Symposiums organisés par la Société Française de Malacologie. Son rythme de parution est, en général, annuel.

Les communications présentées aux manifestations scientifiques sont publiées dans Haliotis après que le manuscrit ait été soumis en trois exemplaires aux membres du comité de lecture, dont la liste figurera à l'intérieur du volume en question.

La soumission d'une communication destinée à être publiée dans Haliotis, implique que les résultats sont originaux et n'ont pas été soumis pour publication par ailleurs.

La longueur du texte des communications est limitée à 10 pages d'Haliotis, illustrations comprises. Les pages d'Haliotis sont d'un format spécial, qui sera légèrement réduit au cours du processus d'impression. Elles sont fournies aux auteurs avec un cadre de frappe disparaissant à l'impression, dont le texte ne doit pas déborder.

La frappe sera, autant que possible, effectuée avec une machine à écrire électrique, avec des caractères de type Elite, Prestige Elite, ou Eletto, selon les principales marques. L'usage d'une imprimante courante d'ordinateur est à éviter.

Chaque page de texte à l'exception des références bibliographiques, contiendra un maximum de 42 lignes de 90 caractères. Le texte sera justifié à droite, pour ceux qui possèdent des machines de traitement de texte. Les pages seront numérotées au crayon dans l'angle supérieur droit, la numérotation finale étant effectuée par l'imprimeur.

La première page doit comprendre une marge supérieure à l'intérieur de 2,5 cm. Le texte doit être organisé dans l'ordre suivant (voir exemple pour la présentation) :

- Titre : dont la longueur ne doit pas dépasser trois lignes centrées. Un titre courant de moins de 50 signes sera fourni sur une feuille séparée.

- Prénoms et NOMS : des auteurs, si possible sur une seule ligne.

- Adresses : des différents auteurs, en utilisant des numéros de rappel.

- Abstract : anglais, précédé du titre anglais, en lettres capitales. Interligne 1,5. Sa longueur ne doit pas dépasser 25 lignes. Les principaux résultats doivent y figurer.

- Key-Words : leur nombre doit être compris entre 5 et 8.

- Résumé : français. Interligne 1,5. Sa longueur est limitée à 15 lignes.

- Mots clé : Leur nombre doit être compris entre 5 et 8.

- Introduction
- Matériels et méthodes
- Résultats
- Discussion
- (le cas échéant) Conclusions
- Remerciements
- Références bibliographiques

Les noms d'espèces seront imprimés en italique, ou soulignés.

- Les figures : doivent être réalisées sur papier calque ou bristol, à l'encre de chine et par lettres transfert. Leur taille ainsi que la taille des lettres doivent tenir compte de la réduction à effectuer. Une photocopie au format définitif sera insérée à la bonne place dans le manuscrit. La légende sera tapée sous la place de la figure, en centrant le texte. Les références aux figures seront données dans le texte par : La Figure 1 ou bien :

(fig. 1). Les originaux doivent comporter au crayon, le numéro des figures ainsi que le nom de l'auteur. Si une échelle doit figurer, elle doit consister en 1 trait coté, plutôt qu'un rapport d'échelle qui risque de varier lors de la reproduction définitive. Le plus grand soin doit être apporté à la préparation des figures. Prenez garde notamment à utiliser le même type de lettre-transfert pour toutes les figures et prévoyez une taille suffisante pour pouvoir être lu après réduction (1 mm après réduction). La taille maximale après réduction est celle du cadre de frappe, légende comprise.

- Les tableaux devront être réduits en nombre. Une figure est toujours préférable. Le titre et la légende explicative du tableau figureront au-dessus du tableau. Le tracé du cadre, des lignes et des colonnes du tableau sera effectué à l'encre de chine (0,5 mm) sur le tableau définitif.

- Remerciements : Ceux-ci seront brefs. Les mentions de bourse ou contrats de recherche pourront être faites ici.

- Références bibliographiques : Elles seront frappées à interligne 1,5 et seront tapées selon le modèle joint.

. Pour un article dans une revue :

HALL, S., 1984. A multiple regression model for oyster growth. Fish. Res, 2 : 167-175.

. Pour un article dans un ouvrage :

WALNE, P.E., et MANN, R., 1975. Growth and biochemical composition of Ostrea edulis and Crassostrea gigas. in 9th Europ. Mar. Biol. Symp., H. BARNES ed., Aberdeen University press : 587-607.

. Pour un ouvrage :

BAYNE B.L., 1976. Marine mussels. Their Ecology and Physiology. (International Biological Programme ; 10). Cambridge University Press, London, New York, Melbourne : 506 p.

Dans le texte, les citations pourront prendre les formes suivantes : "Selon Hall (1984)", "Hall (1984)", "Walne et Davies (1977)", Yoo et al. (1972)".

Dans le cas de citations groupées de plusieurs références, celles-ci seront rangées par ordre chronologique, puis alphabétique le cas échéant. Toutes les citations effectuées, dans le texte doivent correspondre à une référence, et réciproquement.





22 SEP 1988